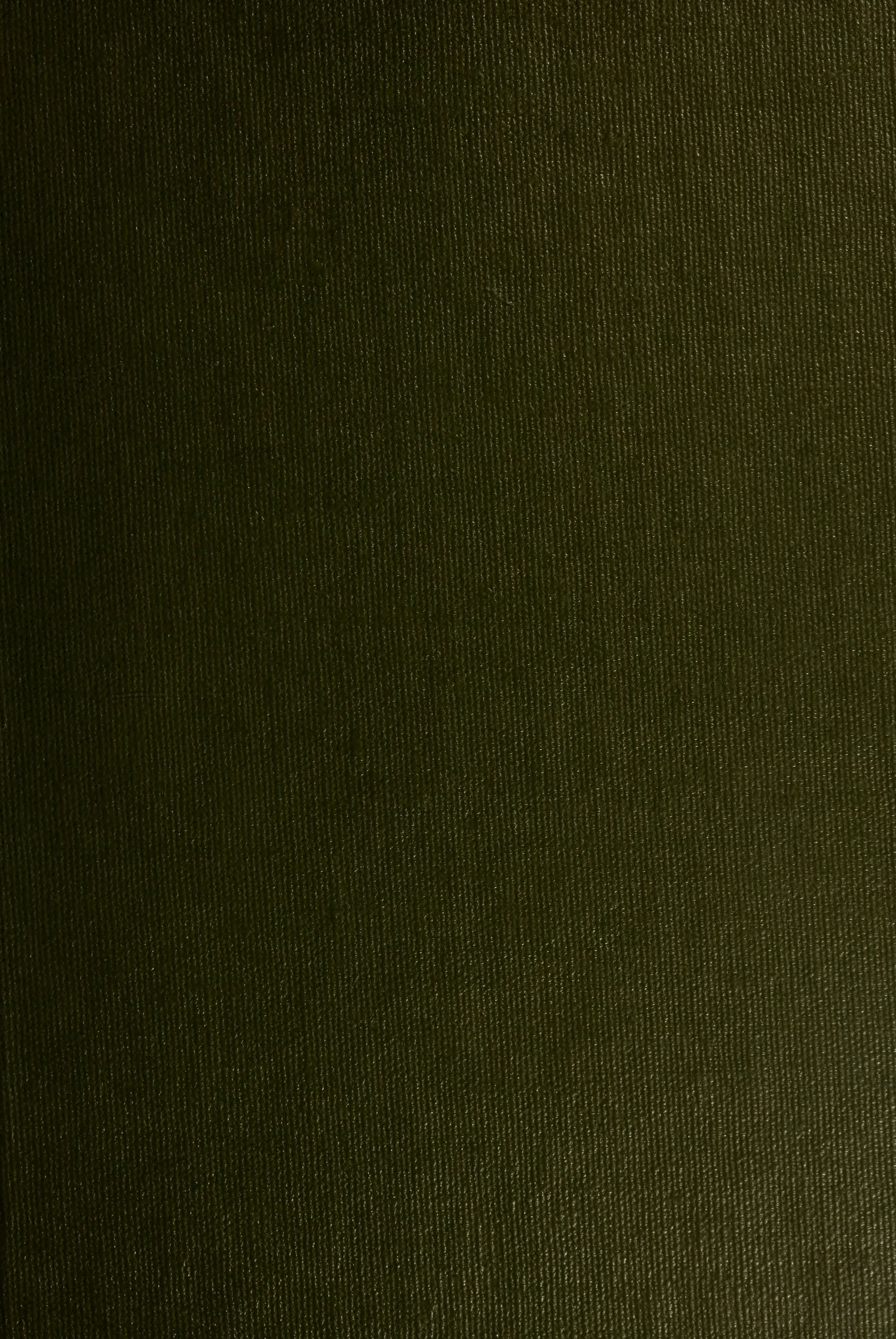
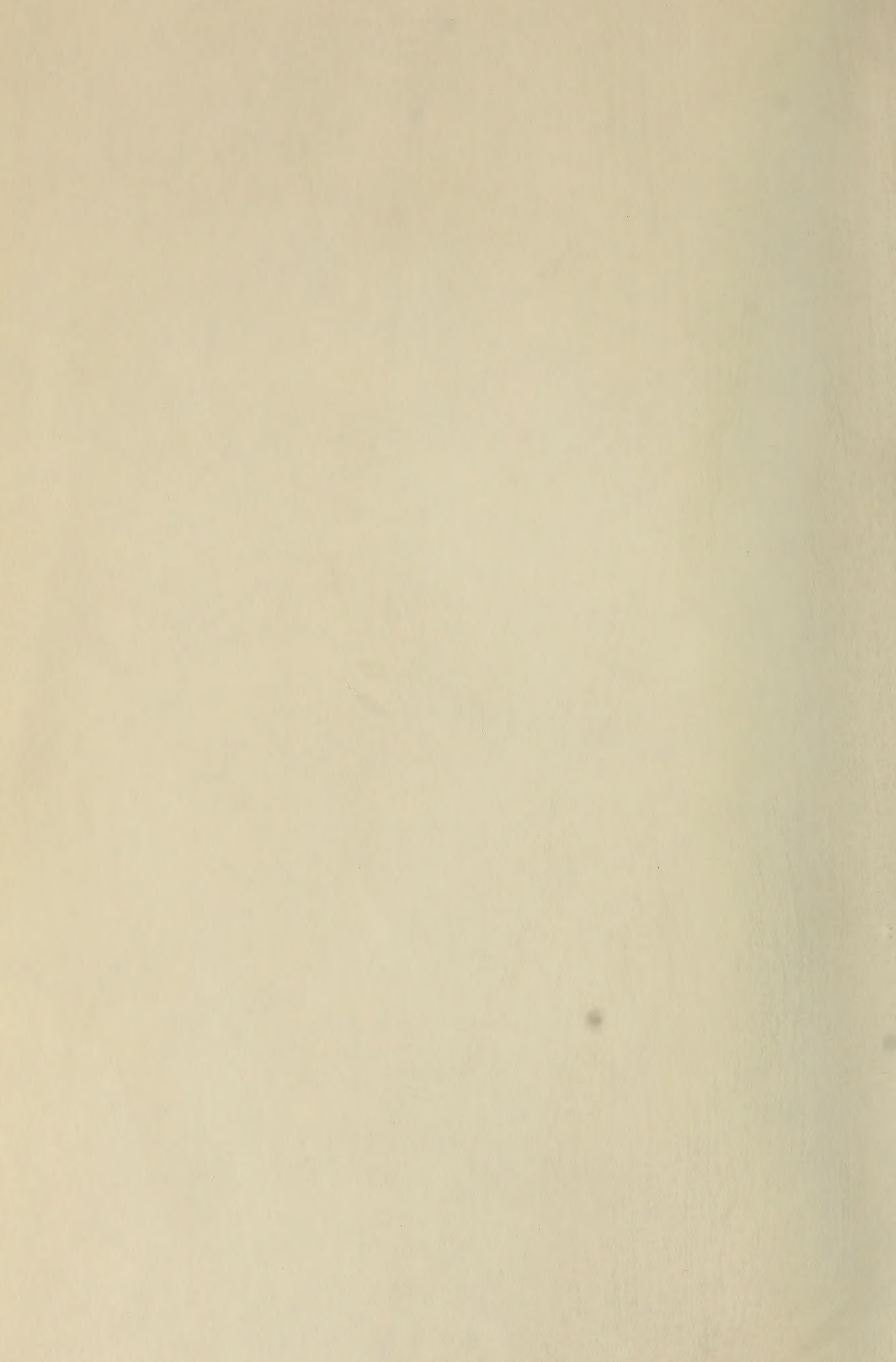
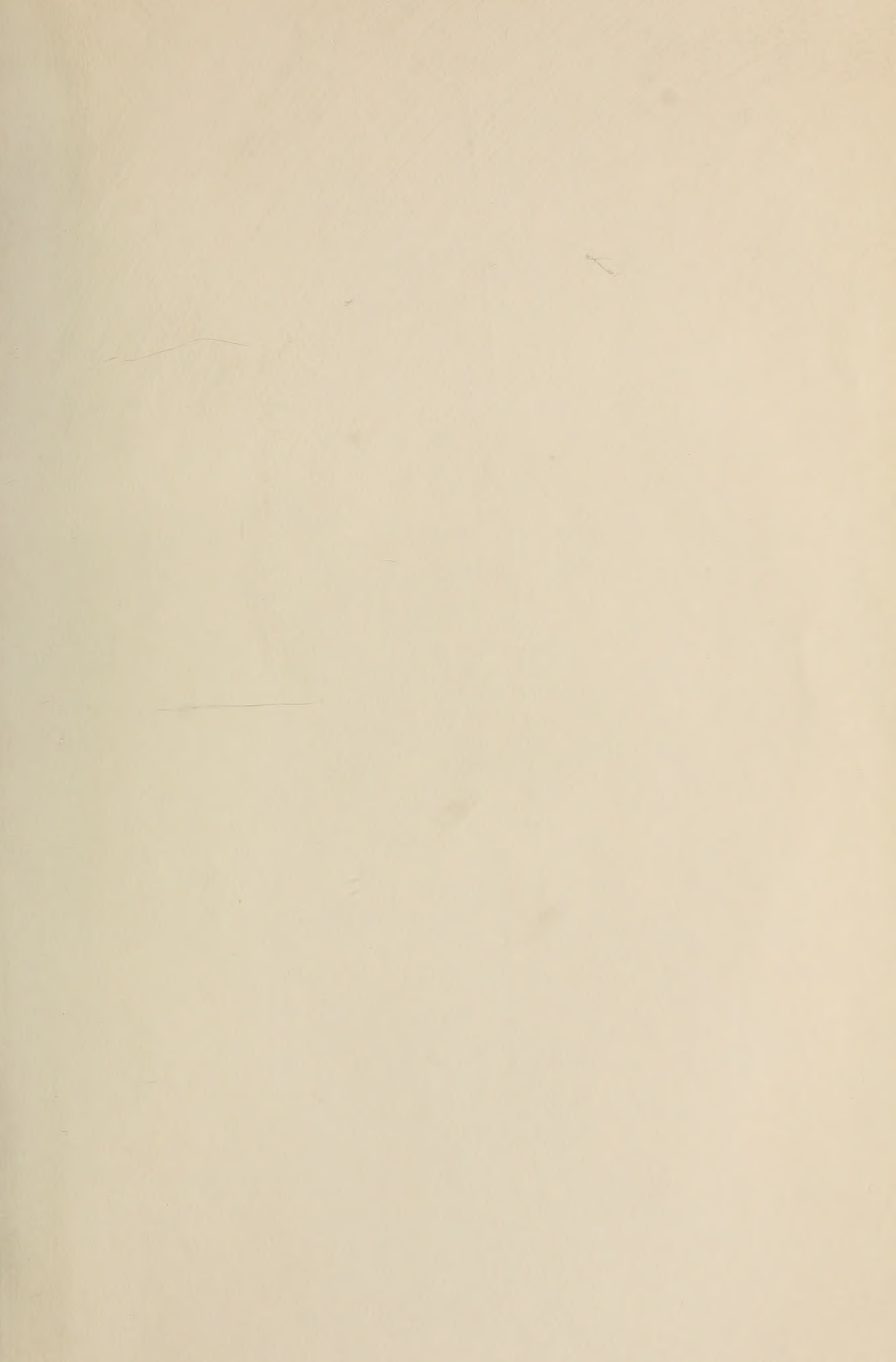


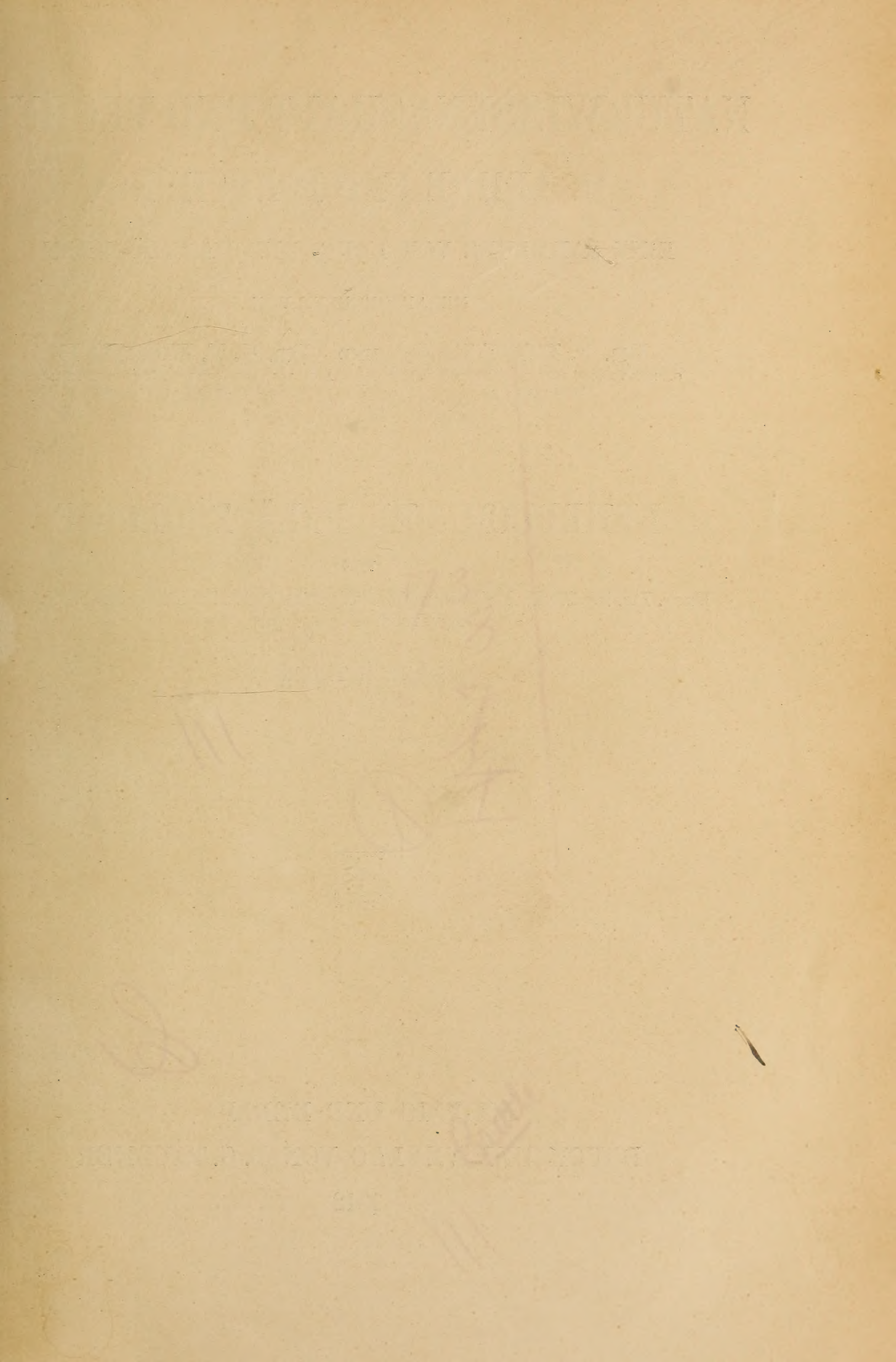












NATURWISSENSCHAFT UND TECHNIK
IN LEHRE UND FORSCHUNG

EINE SAMMLUNG VON LEHR- UND HANDBÜCHERN

HERAUSGEGEBEN VON

DR. F. DOFLEIN
O. PROF. DER ZOOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT
FREIBURG I. BR.

UND

DR. K. T. FISCHER
A. O. PROF. DER PHYSIK AN DER KGL. TECHN.
HOCHSCHULE IN MÜNCHEN

LEHRBUCH DER PALÄOZOOLOGIE

VON

PROF. DR. ERNST FREIHERR STROMER VON REICHENBACH
PRIVATDOZENT IN MÜNCHEN

IN ZWEI TEILEN



LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1912

LEHRBUCH DER PALÄOZOOLOGIE

VON

PROF. DR. ERNST FREIHERR STROMER v. REICHENBACH
PRIVATDOZENT DER PALÄONTOLOGIE UND GEOLOGIE
AN DER UNIVERSITÄT MÜNCHEN

II. TEIL: WIRBELTIERE

MIT 234 ABBILDUNGEN

LEIPZIG UND BERLIN
DRUCK UND VERLAG VON B. G. TEUBNER
1912



Vorwort.

Durch verschiedene Umstände hat sich leider das Erscheinen des zweiten Bandes meines Lehrbuches sehr verzögert, obwohl ich umfangreiche Teile schon vor mehreren Jahren druckfertig hatte. Es leiteten mich bei seiner Abfassung dieselben Prinzipien, wie bei der des ersten Bandes, doch ist einiges besonders hervorzuheben. Erstens habe ich Wirbeltiergruppen, deren fossile Vertreter gegenüber den lebenden wenig bemerkenswertes bieten, wie die Knochenfische und die meisten Vogelordnungen, kurz behandelt, vor allem aber habe ich vergleichend anatomischen Gesichtspunkten geringe Berücksichtigung geschenkt. Letzteres geschah weniger aus Mangel an Raum als in der Erkenntnis, daß in zuvielen Fällen erst Vorarbeiten hätten gemacht werden müssen. Denn die heutige vergleichende Anatomie beruht vor allem auf ontogenetischen Studien, die phylogenetische Stellung und die Biologie der untersuchten Tiere finden dabei oft nur zu geringe Beachtung und die Ergebnisse der Paläozoologie, z. B. die Bedeutung des zeitlichen Auftretens, nur selten genügendes Verständnis. Andererseits haben die Paläozoologen abgesehen von manchen nordamerikanischen fast niemals ausreichendes Wissen, um ontogenetische und histologische Abhandlungen kritisch beurteilen oder gar selbständig in diesen Gebieten arbeiten zu können.

In den Schlußkapiteln durfte ich, um nicht zu weit in das Gebiet der Erdgeschichte überzugreifen, nur einiges bemerkenswerte der Faunengeschichte zusammenfassen und mehrere wichtige Einzelergebnisse erwähnen. In den Abschnitten über die Deszendenztheorie findet sich endlich naturgemäß vieles, was noch nicht genügend geklärt und gesichert ist; ich wollte hier auch nur zeigen, in welchen Richtungen bisher in der Paläozoologie gearbeitet wurde, und was sie leisten kann, vor allem aber Anregungen geben.

Zum Schlusse habe ich zu meinem im Vorwort des ersten Bandes schon ausgedrückten Danke noch Nachträge zu machen. Herr Prof. Schlosser und Prof. Broili dahier waren mir nämlich durch Leihen der oft schwer zu beschaffenden Literatur behilflich, und von letzterem erhielt ich manche wertvolle Mitteilungen über fossile Amphibien und Reptilien. Die Herren Prof. E. Fraas, Lull und Holland gestatteten gütigst die Reproduktion von ihren noch nicht veröffentlichten Ab-

bildungen (Fig. 69, 116, 118 und 220), und schließlich bin ich Herrn Dr. R. N. Wegner für seine eifrige Mithilfe bei der Korrektur und für die Herstellung des Registers verpflichtet.

Endlich ist zu erwähnen, daß zwar die meisten Abbildungen von einer so bewährten Kraft wie Herrn Birkmaier gezeichnet wurden, manche, speziell der Säugetiere, aber auch von Herrn Engels und sehr viele von Fräulein Emma Kißling, welch' letztere auch fast sämtliche Rekonstruktionsfiguren unter meiner Leitung anfertigte.

München, den 24. September 1912.

Ernst Stromer.

Inhaltsübersicht.

Stamm Vertebrata, Wirbeltiere.

Die niedersten den Wirbeltieren verwandten Formen, die *Tunicata* und *Acrania*, sind fossil ganz unbekannt, obwohl der Cellulosemantel und die Kalkkörnchen von manchen der ersteren unter günstigen Umständen Spuren hinterlassen könnten. Daher haben wir es in der Paläontologie nur mit den eigentlichen, zweiseitig symmetrischen Wirbeltieren zu tun, bei welchen eine ungleichmäßige (heteronome) innere Segmentierung vorhanden ist, die sich vor allem im Nerven-, Muskel- und Skelettsystem kundgibt.

Das Nervensystem, dessen Zentralorgan stets dorsal liegt, ist in ein langgestrecktes Rückenmark und in ein kompliziert gebautes Hirn gegliedert. Von diesem aus werden die höchstorganisierten Sinnesorgane, die paarigen Gehör- und Gleichgewichtsorgane, die Augen und das allermeist paarige Geruchsorgan, sowie die Seitenlinien, welche bei den meisten niederen Wirbeltieren an Kopf und Rumpf in sogenannten Schleimkanälen verlaufen (Fig. 9, S. 7), innerviert. Vom Hirn geht auch oben in der Mittellinie die stets unpaare Epiphyse aus. Hinter der Kopfregion, die durch jene Organe und den Anfangsdarm charakterisiert wird, bilden die Wirbel zwischen dem Rückenmark und dem ventralen Darmsystem um den zuerst angelegten, ungegliederten, biegsamen Stab der *Chorda dorsalis* die metamer gegliederte Wirbelsäule. Die Heteronomie zeigt sich hier darin, daß bei Formen, die sich durch seitliche Bewegungen des Körpers selbst, d. h. schwimmend oder sich schlängelnd fortbewegen, eine Rumpf- und Schwanzregion zu unterscheiden ist und bei Vierfüßlern (*Tetrapoda*), die sich mit Hilfe zweier Paare Gliedmaßen bewegen, d. h. laufen, klettern, rudern, springen oder fliegen, der Rumpf noch in eine Hals-, Brust-, Lenden- und Kreuzbeinregion zerfällt (Fig. 1).

An der Grenze von Kopf und Rumpf liegen bei Wasseratmern die Kiemenspalten (Fig. 2), die von dem Darm nach außen führen, und nahe dahinter das Zentralorgan des geschlossenen Gefäßsystems, das Herz, sowie das vordere Extremitätenpaar. Bei Luftatmern dagegen liegen letztere und die Lungen in der Brustregion. Die Lendenregion enthält vor allem den Magen, sowie die Geschlechts- und Exkretionsorgane, in der Kreuzbein- (= Sakral)region aber münden in der Regel die letzteren und

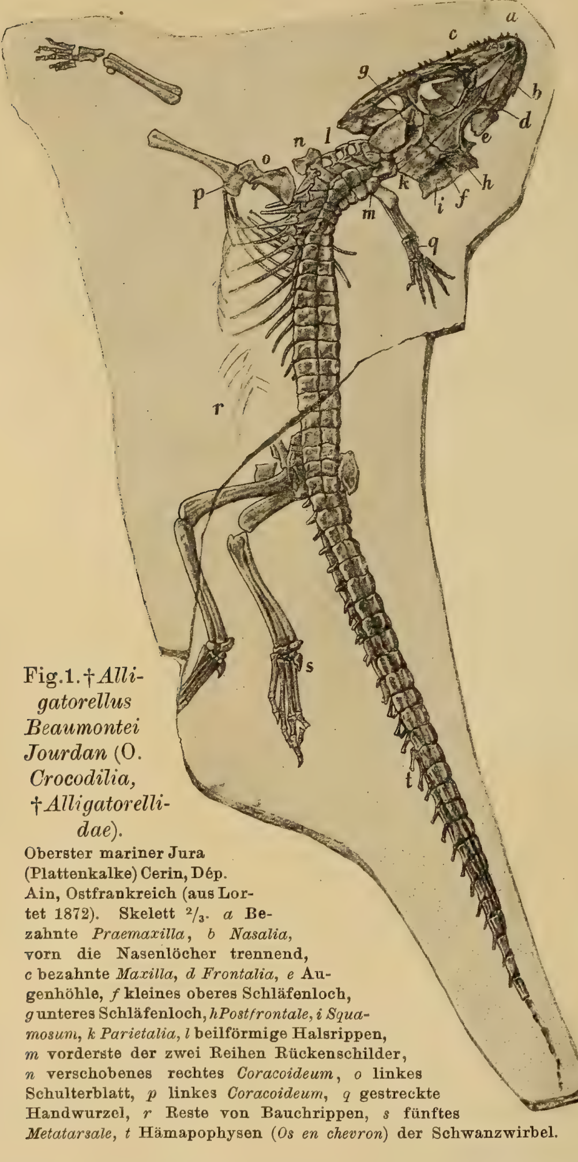


Fig. 1. †*Alligatorellus Beaumontei Jourdan* (O. *Crocodilia*, †*Alligatorellidae*).
Oberster mariner Jura (Plattenkalke) Cerin, Dép. Ain, Ostfrankreich (aus Lortet 1872). Skelett $^2/_3$. *a* Bezahnte *Praemaxilla*, *b Nasalia*, vorn die Nasenlöcher trennend, *c* bezahnte *Maxilla*, *d Frontalia*, *e* Augenhöhle, *f* kleines oberes Schläfenloch, *g* unteres Schläfenloch, *h Postfrontale*, *i Squamosum*, *k Parietalia*, *l* beilförmige Halsrippen, *m* vorderste der zwei Reihen Rückenschilder, *n* verschobenes rechtes *Coracoideum*, *o* linkes Schulterblatt, *p* linkes *Coracoideum*, *q* gestreckte Handwurzel, *r* Reste von Bauchrippen, *s* fünftes *Metatarsale*, *t* Hämapophysen (*Os en chevron*) der Schwanzwirbel.

der Darm hinter der Ansatzstelle des hinteren Extremitätenpaares und an der Grenze der Schwanzregion.

Die Wirbeltiere sind übrigens fast alle getrennt geschlechtlich, und bis auf die höheren Fische legen sie befruchtete Eier oder sind lebendig gebärend. Dementsprechend findet man häufig sekundäre Geschlechtsunterschiede, die sich auch in allen möglichen Skeletteilen ausprägen können.

Das Skelett entsteht hauptsächlich in der Bindesubstanz, ein Cuticularskelett ist niemals vorhanden, wohl aber verhornen oft die Epidermiszellen und bilden so Hornschuppen oder Platten, Hornzähnchen und -strahlen, Federn, Haare, Hufe, Krallen oder Nägel, oder sie scheiden an ihrer Basis auf zahnartigen Gebilden (Zähnen und Placoidschuppen) eine Kalkschicht, den Schmelz, aus, der sehr dicht, hart und stark doppelbrechend und oft aus feinen, parallelen Prismen aufgebaut ist. Solche Zähne bestehen aus phosphorsaurem und etwas kohlensaurem Kalk, sowie ein wenig Fluorcalcium und sind vor allem von Dentin zusammengesetzt, einer harten Substanz, die in



Fig. 3. †*Palaeodus brevis Rohon* (1889) (*Pisces,* U. Kl. ? *Teleostomi*).

Untersilur (Glaukonitsand) Gostilitza bei St. Petersburg. Vertikalschliff durch eine winzige Kegelzahnkrone stark vergrößert. Einfache Pulpahöhle und einfaches Dentin mit Anwachsstreifen umhüllt von dünner Schmelzschicht.

mehrerlei Abarten von feinen Röhrchen durchsetzt ist, welche die Ausläufer der dentinbildenden Zellen enthalten. Diese „Odontoblasten" sind auf der Oberfläche einer Papille der Lederhaut epithelartig angeordnet. Die Papille selbst ist entweder ein einheitlicher Zapfen (Fig. 3) oder erscheint in Stränge aufgelöst, so daß ein typischer Zahn unter einer dünnen Schmelzkappe eine Dentinmasse zeigt, die entweder eine einheitliche „Pulpahöhle" od. ein System von regellosen (Fig. 4) oder unter sich parallelen, vertikalen (Fig. 5) Kanälen für die Papille enthält. Je nachdem unterscheidet man Pulpodentin und Trabekulardentin. Sind Dentinröhrchen kaum oder nicht ausgebildet, so spricht man von Vitrodentin, und im Falle darin Gefäßkanäle sich finden, von Vasodentin.

Außer aus solchen Hautgebilden besteht das Skelett aller Embryonen und der niedersten Wirbeltiere nur aus Knorpel und Bindegewebe, die dann durch Aufnahme von phosphorsaurem und etwas kohlensaurem Kalk verkalken od. verknöchern können. Ersteres findet sich fast nur bei Haifischen, indem der Knor-

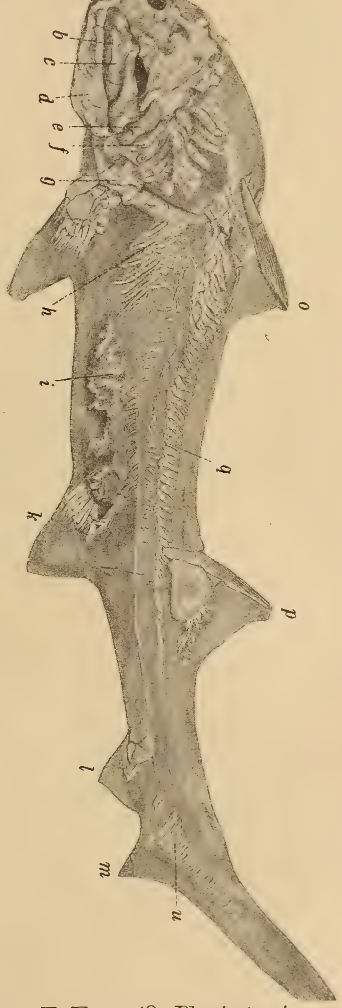


Fig. 2. † *Hybodus hauffianus E. Fraas* (O. *Plagiostomi,* U. O. *Squaloidei,* † *Hybodontidae*).

Oberer Lias, Holzmaden, Württemberg (aus Koken 1907), Skelett mit Körperabdruck, $^{1}/_{8}$. Schädel schräg von oben. *a* Rostrum, dahinter Präfrontallücke, *b* Lippenknorpel, *c Palatoquadratum* mit *Processus prae-* und *postorbitalis, d Mandibulare, e Hyomandibulare, f* fünf Kiemenbogen, *g* Brustgürtel mit Basal- und Radialknorpeln der Brustflosse, *h* Rippen, *i* Mageninhalt, *k* Bauchflosse, *l* Afterflosse, *m* unterer Lappen der Schwanzflosse, *n* untere Bogen der Wirbelsäule, *o* vorderer, *p* hinterer Rückenstachel mit Flossenknorpel, *q* obere Bogen der Wirbelsäule.

pel durch prismatisch angeordneten Kalk inkrustriert oder mit Kalkkrümeln erfüllt wird, wobei die eingeschlossenen, rundlichen, seltener sternförmigen Knorpelzellen sich meist regelmäßiger anordnen (Fig. 6). Sonst wird der Knorpel durch Knochen ersetzt, oder es bildet sich solcher im Bindegewebe. Er ist durch Schichtung parallel zur Oberfläche oder auch zu dem Lumen der ihn durchziehenden Gefäßkanäle, insbesonders aber durch den Einschluß verästelter Zellen in Hohlräumen mit verzweigten Ausläufern, den Knochenkörperchen, ausgezeichnet (Fig. 7); doch fehlen diese bei manchen Fischen, wodurch ein gewisser Übergang zu Dentin gegeben ist. Bei größeren Gebilden ist übrigens sehr häufig der Knochen im Innern lockerer (spongiös), indem er hier aus einem Balkenwerk besteht oder grobzellig ist.

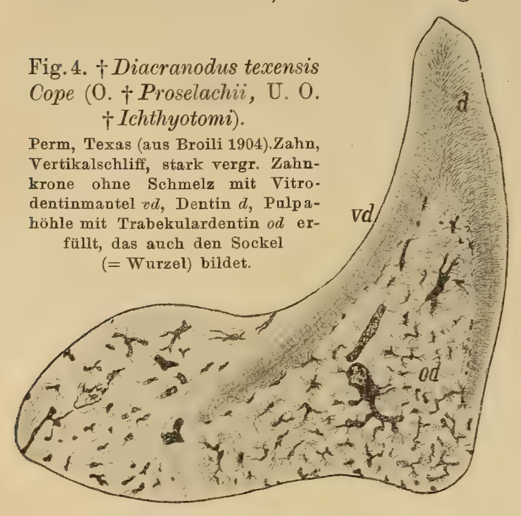
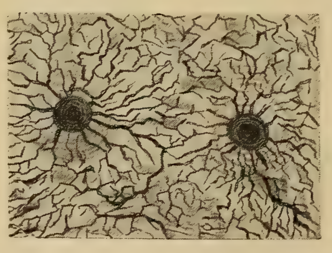


Fig. 4. † *Diacranodus texensis Cope* (O. † *Proselachii*, U. O. † *Ichthyotomi*).
Perm, Texas (aus Broili 1904). Zahn, Vertikalschliff, stark vergr. Zahnkrone ohne Schmelz mit Vitrodentinmantel *vd*, Dentin *d*, Pulpahöhle mit Trabekulardentin *od* erfüllt, das auch den Sockel (= Wurzel) bildet.

Nach dem Entstehungsort unterscheidet man ein Haut- und ein Innenskelett. Das erstere spielt bei vielen, besonders bei niederen Wirbeltieren eine große Rolle, wobei dann oft das Innenskelett wenig verkalkt ist. Es gehören dazu natürlich die epidermoidalen Zahn- und Horngebilde, aber auch Knochen der Lederhaut, welche oft an die Basis der zahnartigen Gebilde angeschlossen erscheinen und nicht selten auf der äußeren Oberfläche durch





A Fig. 5. *B*

† *Ptychodus decurrens Ag.* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Batoidei*).
Oberste Kreide, England (aus Owen 1845), Zahnkrone, *A* Vertikalschliff, stark vergr. *B* Horizontalschliff, stärker vergr., *od* regelmäßiges Trabekulardentin (Orthotrabekulardentin) mit ungefähr parallelen Kanälen und davon ausstrahlenden Dentinröhrchen, *s* Schmelz.

Höcker, Leisten oder Gruben verziert sind (Fig. 9, S. 7). Solche meist plattige Hautknochen treten häufig mit dem Innenskelett in Verbindung, können sekundär ziemlich tief gelagert sein und manchmal innig mit Knorpelknochen verschmelzen. Das Innenskelett besteht nur aus Bindegewebe, Knorpel und Knochen, doch können auf die angedeutete Weise seiner Oberfläche auch Zähne mehr oder minder fest sich anheften.



Fig. 6. †*Helicoprion Bessonowi Karp.* (*Elasmobranchii incerti sedis*, †*Edestidae*). Permokarbon (Artinsk-Stufe) Kresnufinsk, Rußland (aus Karpinsky 1899), Querschliff, $^{31}/_{1}$, durch prismatisch verkalkten Knorpel an der Zahnspirale, zeigt sternförmige Platten mit radial geordneten Zellräumen, die hier als Streifen erscheinen.

Im Achsenskelett des Körpers legen sich die Wirbel zuerst nur als knorpelige Bogen an, von welchen die oberen (Neural-)Bogen das Rückenmark, die unteren (Hämal-)Bogen wenigstens in der Schwanzregion Blutgefäße umgeben. Von jedem Bogen erhebt sich in der Medianebene meistens ein Dornfortsatz, und jederseits kann ein seitlicher Fortsatz vorhanden sein. Die vorderen und hinteren Gelenkfortsätze, welche zur Beschränkung der Beweglichkeit der Wirbel dienen, bilden sich aber an den oberen Bogen erst bei höherer Entwicklung der Wirbelsäule (Fig. 8). Das niedere Stadium, wobei die Bogen verkalken oder verknöchern können, findet sich nur bei manchen Fischen dauernd (Nacktwirbel, Fig. 40, S. 30). Später legen sich um die *Chorda dorsalis* die knorpeligen Wirbelkörper an, die bei den Haifischen gewöhnlich verkalken, bei vielen höheren Fischen (*Ganoidei p.*) und manchen ausgestorbenen Amphibien (†*Stegocephali p.*) in mehreren Stücken (Schnittwirbel, Fig. 38, S. 29 und Hohlwirbel) und bei den übrigen Wirbeltieren unter allmählicher Rückbildung der *Chorda* ganz verknöchern (Vollwirbel, Fig. 8). Dabei erhält sich aber die *Chorda* bei den allermeisten Fischen wie übrigens auch bei den Haifischen und bei manchen höheren Wirbeltieren zwischen je zwei Wirbeln, indem deren vordere und hintere Endflächen konkav bleiben (amphicöle Wirbel, Fig. 64, S. 60). Bei der Mehrzahl der höheren Wirbeltiere haben jedoch die Vollwirbel fast ebene Endflächen (platycöl), seltener bilden sie Sattelgelenke, oder sie sind vorn konvex, hinten konkav oder

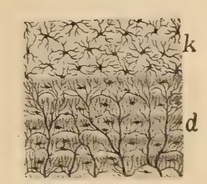


Fig. 7. †*Palaeoniscus Freieslebeni Blainv.* (O. *Ganoidei*, U. O. †*Heterocerci*). Oberes Perm (Zechstein), England (aus Williamson 1849), Flachschliff unter der Ganoinschicht einer Schuppe, $^{45}/_{1}$ schematisiert. *d* Dentin mit bäumchenförmigen Röhrchen u. kleinen Hohlräumen, *k* Knochen mit Knochenkörperchen.

umgekehrt (opistocöl oder procöl, Fig. 8), wobei zwischen je zwei Wirbeln Knorpel oder elastisches Bindegewebe die *Chorda* verdrängt. Bei allen Wirbeltieren von den Amphibien an ist endlich der erste (*Atlas*) und außer bei diesen auch der zweite Wirbel (*Epistropheus*) umgebildet, um eine besondere Beweglichkeit des Schädels zu ermöglichen. Er gelenkt nämlich hier vermittelst ein oder zwei konvexen *Condyli* an dem ringförmigen *Atlas* und dreht sich mit ihm um einen meistens zapfenförmigen Fortsatz (*Processus odontoideus*) vorn am Körper des *Epistropheus.*



Fig. 8. †*Diplodocus longus Marsh* (O. †*Dinosauria*, U. O. †*Sauropoda*). Unterste Kreide (Como-Schichten). Wyoming (aus Osborn 1899). 14. Schwanzwirbel von vorn, $^1/_{12}$. Oben Neuralbogen mit Dornfortsatz, vorderen Gelenk- und seitlichen Querfortsätzen. Unter dem vorn konkaven (procölen) Wirbelkörper Chevron dem unteren Wirbelbogen entsprechend.

Die unteren Bogen sind in der Rumpfregion nur als Stumpfe an den Wirbelkörpern vorhanden, an ihnen oder an den Querfortsätzen der Wirbel oder der oberen Bogen gelenken hier außer bei einigen niederen Wirbeltieren metamere knorpelige oder z. T. verknöcherte Spangen, die Rippen, welche in der ventralen seitlichen Rumpfmuskulatur oder an deren dorsalen Grenze liegen. In der Lenden- und Kreuzbein- und oft auch in der Halsregion können sie mit den Wirbelfortsätzen verschmelzen. Vorn in der Brustregion aber werden sie bei den vierfüßigen Wirbeltieren (*Tetrapoda*) meistens im Anschluß an die Entwicklung der Muskulatur der Vorderextremitäten durch ventrale, knorpelige, oft z. T. verknöchernde Stücke (Brustbein) verbunden, neben welchen auch Hautknochen auftreten können (Fig. 72, S. 71).

Der knorpelig und bindegewebig angelegte Schädel ist in seiner Gestaltung hauptsächlich von der Form des umschlossenen Gehirns und der Hauptsinnesorgane und von den Beziehungen der ventralen Teile zum Vorderdarm abhängig. Der Hirnschädel, der bei den niedersten Wirbeltieren einheitlich knorpelig und häutig bleibt (Fig. 2, S. 3), grenzt mit dem Hinterhaupt an die Wirbelsäule und umschließt am Vorderende der *Chorda* das Hirn sowie daneben die Gehör- und Gleichgewichtsorgane. Vor letzteren ist er für die Augen ausgebuchtet, und vorn umhüllt er das Geruchsorgan. Bei den meisten Wirbeltieren bilden sich aber in dem Knorpel dieses Primordialschädels Knochen und legen sich Deckknochen von oben, seitlich und auch unten von der Mundhöhle aus an. Die Zahl der durch Nähte verbundenen Knochen ist eine ziemlich wechselnde und wird im Allgemeinen bei den höheren Wirbeltieren durch Verschmelzungen und Rückbildungen eine immer geringere. Als

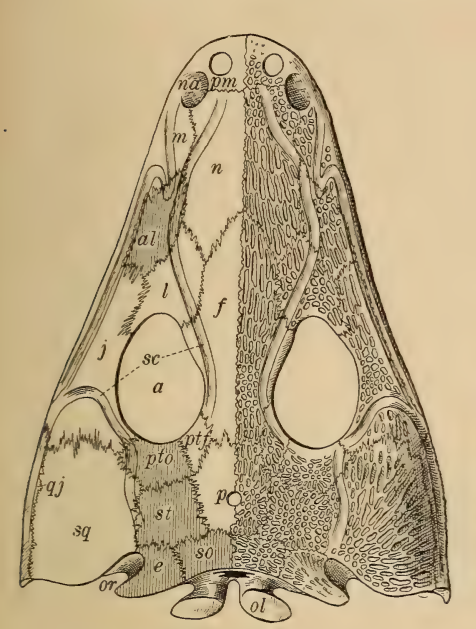


Fig. 9. †*Mastodonsaurus giganteus Jäger* (O. †*Stegocephali,* U. O. †*Labyrinthodonti*).

Obere Trias (Lettenkohle), Württemberg (abgeändert nach E. Fraas 1889). Rekonstruierter ca. 70 cm langer Schädel, von oben, stark verkleinert. Links Knochendeckschicht entfernt und die bei den Amphibien außer den †*Stegocephalen* sonst nie vorkommenden Knochen schraffiert. *a* Augenhöhle, *al Lacrymale* (*Adlacrymale*), *e Epioticum* (*Tabulare*), *f Frontale*, *j Jugale*, *l Praefrontale* (*Lacrymale*), *m Maxilla*, *n Nasale*, *na* Nasenloch, *ol* Gelenkkopf des *Occipitale laterale* (= *Exoccipitale*), *or* Ohrenschlitz, *p Parietale* mit Scheitelloch, *pm Praemaxilla* mit Loch für den Fangzahn des Unterkiefers, *ptf Postfrontale*, *pto Postorbitale*, *qj Quadratojugale*, *sc* Schleimkanäle, *so* sogenanntes *Dermo-Supraoccipitale* (*Postparietale*), *sq Squamosum*, *st Supratemporale*.

Fig. 10. †*Cyclotosaurus robustus H. v. M.* (U. O. †*Labyrinthodonti*).

Obere Trias (Schilfsandstein) bei Stuttgart (nach E. Fraas 1889), Schädelunterseite rekonstruiert, stark verkleinert. *a* Augenhöhle, *m Maxilla* mit Kegelzähnen, *na* inneres Nasenloch, *ol Occipitale laterale*, *or* Ohrenschlitz hinten geschlossen, *pa Palatinum* mit innerer Zahnreihe und Fangzähnen, *pm* bezahnte *Praemaxilla* mit Loch für die Fangzähne des Unterkiefers, *ps Parasphenoid*, *pt Pterygoid*, *q Quadratum* (Unterkiefergelenk), *qj Quadratojugale*, *v Vomer* vorn mit Zähnen.



Fig. 11. †*Cyclotosaurus robustus H. v. M.* (U. O. †*Labyrinthodonti*).

Obere Trias (Schilfsandstein) bei Stuttgart (nach E. Fraas 1889), Schädelhinterseite restauriert, stark verkleinert. *e Epioticum* (*Tabulare*), *fm Foramen magnum* (Hinterhauptsloch), *ol Occipitale laterale*, *or* Ohrloch u. Knochen (*Columella*), *pr ? Prooticum*, *pt Pterygoid*, *q Quadratum*, *so Dermo-Supraoccipitale* (*Postparietale*), *st Squamosum*, *t ? Tympanicum*.

Knorpelknochen umgeben die vier Hinterhauptsbeine (*Occipitalia*) die Öffnung für das Rückenmark, das Hinterhauptsloch, und die *Otica* die Gehörorgane; hierunter und in der Augenregion auch seitlich befinden sich die Keilbeine (*Sphenoidalia*) und in der Nasenregion die *Ethmoidea*. Von Deckknochen befinden sich

oben vor einander in der Gehör-, Augen- und Nasenregion die paarigen Scheitel-, Stirn- und Nasenbeine (*Parietalia, Frontalia* und *Nasalia*, Fig. 1, S. 2), jederseits hinter der Augenregion noch ein Schuppenbein, *Squamosum*, ein *Postfrontale* usw., davor das *Lacrymale* und *Adlacrymale* (*Praefrontale* und *Lacrymale*) und unten das unpaare *Parasphenoid* (Fig. 9, 10 und 11).

Das Visceralskelett umgibt ursprünglich in Form metamerer, knorpeliger Bogenstücke den Vorderdarm, und zwar außer bei den niedersten Wirbeltieren vorn als Kiefer (*Palatoquadratum* als Ober-, *Mandibulare* als Unterkiefer), dahinter als Kieferstiel und Zungenbein (*Hyomandibulare* und *Hyoid*) und hinten als meist 5 Kiemenbogen, wobei fast alle mit Zähnen besetzt sein können (Fig. 2, S. 3). Bei den höheren Fischen und den übrigen Wirbeltieren verdrängen auch hier zahlreiche Knorpel- und Belegknochen die ursprünglichen Knorpelstücke, und es findet dann eine Reduktion und Verschmelzung der Knochen statt. Vor allem gliedern sich bei höheren Wirbeltieren manche Knochen dem Hirnschädel unbeweglich an, bei Lungenatmern, bei welchen ein paariger Nasengang zwischen den vorderen Visceralskeletteilen und den *Nasalia* in die Mundhöhle führt, werden auch die vorderen Kiemenbogen zu verschiedenen Zwecken um- und rückgebildet. Wichtig sind unter den Visceralskeletteilen die Belegknochen, die fast sämtlich Zähne tragen können, nämlich oben die ganz vorn befindlichen Zwischen- und Oberkiefer, *Praemaxilla* und *Maxilla*, seitlich dahinter das Jochbein, *Iugale*, sowie unten das *Dentale* und die hinter den ersteren liegenden Knochen der Gaumenreihe, *Vomer*, *Palatinum* und *Pterygoideum*, sowie endlich die Knorpelknochen am Unterkiefergelenk, *Quadratum* und *Hyomandibulare* oben und *Articulare* unten (Fig. 9, 10 und 11).

An Extremitäten kommen bei Wasserbewohnern auch unpaare vor, indem ein medianer Hautsaum oben hinter dem Kopf beginnend bis hinter den After zieht. Meist aber ist er in ein oder zwei Rücken- und Afterflossen und eine Schwanzflosse geteilt, wovon letztere als Hauptbewegungsorgan dient, die anderen sie unterstützen oder mehr wie Kiele wirken. Nur bei den Cyclostomen und Fischen enthalten sie innere, besondere, feste Skeletteile: Hornfäden oder Knochenstrahlen, deren meist ganz im Innern des Körpers liegende Träger knorpelig oder knöchern sind und mit den Dornfortsätzen der Wirbelbogen durch Bindegewebe, sehr selten auch gelenkig in Verbindung treten (Fig. 12).

Die paarigen Gliedmaßen, von welchen bei vielen Tieren, die mit Hilfe der Schwanzflosse schwimmen, die hinteren, bei den durch Schlängeln kriechenden auch die vorderen rückgebildet sind, dienen bei den übrigen Wirbeltieren als Träger und Fortbewegungsorgane. Ihr gegliedertes

Skelett, das teils als Brust- und Beckengürtel im Körperinnern, teils in der Achse der freien Gliedmaße liegt, ist je nach der Ausbildung der vorderen als Brustflossen, Vorderbeine, Arme oder Flügel und der hinteren als Bauchflossen oder Hinterbeine sehr verschieden gestaltet.

Bei den Fischen sind die Gürtel einfache, seitlich gelegene Knorpelspangen (Fig. 12), die durch einige Knorpel- und Belegknochen ersetzt werden können, und wovon die vordere hinten an den Schädel sich anfügen kann. An ihnen gelenken die knorpeligen oder knöchernen Flossenskelettstücke, die in verschiedener Weise angeordnet bindegewebig miteinander verbunden sind, und an die sich hornige oder knöcherne Flossenstrahlen anschließen. Von den Amphibien an bestehen die Gürtel jederseits aus drei meist knöchernen Stücken, *Scapula, Coracoid* und *Praecoracoid* und

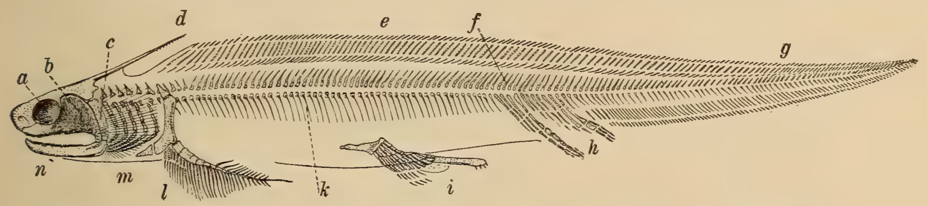


Fig. 12. †*Pleuracanthus sessilis Jordan* (O. †*Proselachii,* U. O. †*Ichthyotomi*). Unteres Perm, Lebach bei Saarbrücken, Rheinprovinz (aus Jäkel 1906). Rekonstruktion eines Männchens, $^1/_6$. *a* Augenhöhle, *b Palatoquadratum, c Hyomandibulare, d* Kopfstachel, *e* Träger der Rückenflosse, *f* verkalkte obere Wirbelbogen, *g* Diphycerker Schwanz, *h* Afterflosse, *i* Bauchflosse, uniseriales Archipterygium mit Begattungsstrahl, *k* untere Wirbelbogen, *l* Brustgürtel mit biserialem Archipterygium, *m* Kiemenbögen mit Kiemenradien, *n Mandibulare* (Unterkiefer).

oft noch aus dem Belegknochen *Clavicula* am Brustgürtel (Fig. 72, S. 71) und *Ilium, Ischium* und *Os pubis* am Beckengürtel, und es gewinnt der letztere dorsal einen festen Halt an den Seitenfortsätzen der Kreuzbeinwirbel und meistens auch der Brustgürtel ventral am Brustbein. Die an den Gürteln im Gegensatz zu dem Verhalten bei den Fischen stets mit einer konvexen Fläche gelenkenden und in der Regel unter sich größtenteils gelenkig verbundenen Knochen und Knorpel der freien Gliedmaßen lassen sich hier trotz verschiedenster Ausbildung stets auf einen Grundtypus, das *Chiropodium,* zurückführen: An einen Röhrenknochen, *Humerus* vorn, *Femur* hinten, gelenkt ein Paar Röhrenknochen, *Ulna* und *Radius* vorn, *Tibia* und *Fibula* hinten, daran gelenken die Gruppen der bei niederen Formen knorpelig bleibenden Hand- und Fußwurzelknöchelchen (*Carpalia,* respektive *Tarsalia*), an ihnen wieder die gestreckten Mittelhand-, respektive Mittelfußknochen (*Metapodien,* vorn *Metacarpalia,* hinten *Metatarsalia*) und an jedem von ihnen eine Reihe von *Phalangen,* die Glieder der ursprünglich in der Fünfzahl vorhandenen Zehen (Fig. 1, S. 2). Am Ende der Chiropodien sind meistens stär-

kere Horngebilde vorhanden, Krallen, Hufe, Nägel oder große Schwungfedern.

Von Ausnahmefällen abgesehen sind uns nur die aus verkalktem Knorpel, Knochen, Dentin und Schmelz bestehenden Skeletteile fossil überliefert, da auch feste, hornige oder knorpelige Teile rasch verwesen (Siehe Band I, Fig. 19, S. 23!). Es gestattet aber der Hirnschädel Rückschlüsse auf die Ausbildung des Hirns und auch des Geruchs- und Gehörorgans (Fig. 13), die Kiefer und vor allem die Zähne auf die Art der Ernährung, die Kiemenbogen auf die Atmung und die Gliedmaßenskelette auf die Bewegungsweise, und das System der Wirbeltiere

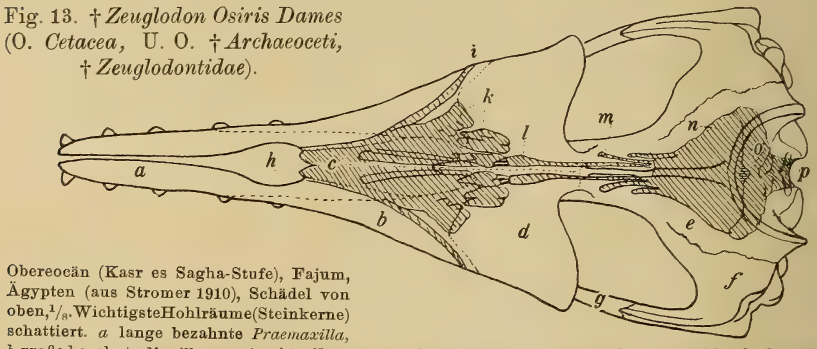


Fig. 13. †*Zeuglodon Osiris Dames* (O. *Cetacea*, U. O. †*Archaeoceti*, †*Zeuglodontidae*).

Obereocän (Kasr es Sagha-Stufe), Fajum, Ägypten (aus Stromer 1910), Schädel von oben, $^{1}/_{8}$. Wichtigste Hohlräume (Steinkerne) schattiert. *a* lange bezahnte *Praemaxilla*, *b* große bezahnte *Maxilla*, *c* gestreckte *Nasalia*, *d* breites *Frontale*, *e Parietale*, das Hirnhöhlendach bildend, *f Squamosum*, *g* gerades schwaches *Jugale*, *h* Nasenöffnung in halber Länge der Schnauze, *i* Tränenkanal von Augenhöhle zur Nasenhöhle (fehlt bei *Mysticeti* und *Denticeti*), *k* Nasenhöhle mit Nebenhöhlen und Muscheln, die den *Mysticeti* und *Denticeti* fehlen, *l* Raum für den ungewöhnlich langen Geruchslappen des Hirnes (bei *Mysticeti* und *Denticeti* rückgebildet), *m* Loch für den Sehnerven, *n* Raum für das kleine und kaum gefurchte Großhirn, *o* sehr breiter und kurzer Raum für das Kleinhirn, *p* Hinterhauptsloch mit daneben rückragenden Gelenkhöckern.

ist hauptsächlich auf den Schädel, die Zähne und Extremitäten gegründet. Deshalb erlauben relativ vollständige Skelette sichere Schlüsse auf die Natur und Stellung der fossilen Formen. Da aber die verbindenden bindegewebigen oder knorpeligen Teile zerstört sind, findet man nur an wenigen Lokalitäten, vor allem in plattigen Gesteinen einigermaßen vollständige Skelette, sehr oft nur durcheinander geworfene, ja meistens ganz isolierte Teile, und auch diese nur in manchen Schichten und an wenigen Orten in größerer Zahl. Deshalb sind die meisten in den Sammlungen montierten Skelette von fossilen Wirbeltieren aus Resten verschiedener Individuen zusammengesetzt. Am häufigsten sind vereinzelte Fischschuppen, Wirbel und Kieferstücke und vor allem die besonders schweren und widerstandsfähigen Zähne. Sie, die allermeist die einzigen überlieferten Reste von Wirbeltieren sind, werden deshalb von den Paläontologen in ihrer Form und Struktur besonders studiert.

Während echte Zähne den *Cyclostomen* noch fehlen, sind sie bei den Haifischen auf der ganzen Oberhaut als Schutzorgane und im Rachen vorhanden. Auf ihn, wo sie den verschiedenen Arten der Nahrungsaufnahme dienen, sind sie von den höheren Fischen an beschränkt (Fig. 10, S. 7), und bei manchen Reptilien, allen Vögeln und Säugetieren dort höchstens auf der *Praemaxilla* und *Maxilla* und dem Unterkiefer (*Dentale*) in je einer Längsreihe vorhanden.

Nur bei Fischen kommen öfters unpaare, mediane Zähne vor (Fig. 27, S. 20), sonst sind sie stets rechts und links fast gleichartig angeordnet und gestaltet. Allermeist stehen sie in Reihen, und nur sehr kleine können in unregelmäßigen Gruppen verteilt sein (Fig. 81, S. 79).

Bei den Fischen ist häufig die Zahnbasis bloß durch Bindegewebe mit den Skeletteilen verbunden; aber schon bei höheren Fischen und ausnahmslos bei *Tetrapoda* ist sie diesen inniger angefügt. Bei der großen Mehrzahl der *Teleostomi*, bei allen Amphibien und bei sehr vielen Reptilien ist ihre Basis den Knochen auf- oder angewachsen (akrodonte und pleurodonte Zähne, Fig. 43, S. 32 und 14), oft auf Sockeln, oft auch in Gruben. Bei vielen Reptilien, allen Vögeln und Säugetieren wird die Zahnbasis aber rings von den Kieferknochen umwachsen, so daß sie als „Wurzel" in einer „Alveole" steckt (thekodonte Zähne, Fig. 15).

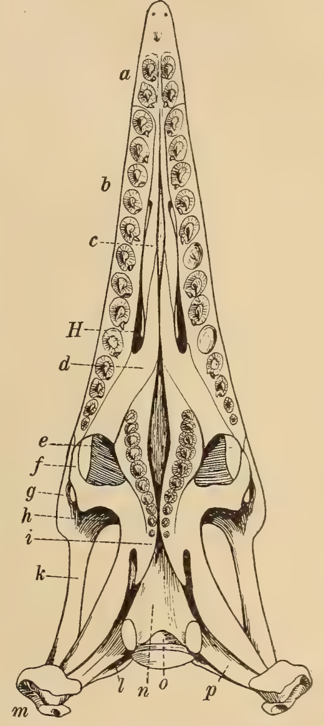


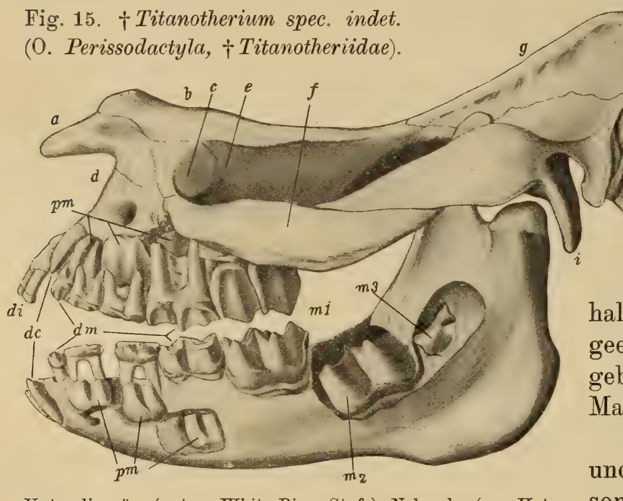
Fig. 14. † *Tylosaurus proriger Cope* (U. O. † *Mosasauria*, † *Mosasauridae*).
Marines Oberturon (Niobrara-Stufe), Kansas (aus Williston 1908). Schädel von unten, 1/6. *a Praemaxilla*, *b Maxilla* mit Zähnen auf Sockeln, z. T. im Zahnwechsel, *c Vomer*, *d Palatinum*, *H* innere Nasenöffnung (Choane) unter der äußeren gelegen, *e Frontale*, *f Os transversum*, *g Jugale*, *h Postfrontale*, *i Pterygoideum* bezahnt, *k Quadratojugale*, *l Squamosum*, *m Quadratum*, *n Basisphenoid*, *o Basioccipitale* mit unpaarem *Condylus occipitalis*, *p Exoccipitale*.

Die Form der Zähne ist durch ihre Funktion bedingt und läßt daher auf die Art der Ernährung schließen. Kegelförmige Zähne dienen zum Ergreifen, Festhalten und Töten der Beute, oft auch als Waffe (Fig. 14 und Fig. 44, S. 33), durch meiselförmige können festgewachsene Nahrungstiere, z. B. Muscheln oder Pflanzen abgerissen oder abgeschnitten werden (Fig. 43, S. 32), scharfkantige, mehrspitzige oder an den Rändern gesägte Zähne dienen zum Zerfleischen der Beute (Fig. 25, S. 19) und

endlich stumpfhöckerige, halbkugelige oder pflasterförmige zum Zerquetschen, Zerknacken und Kauen (Fig. 27, S. 20).

Bei höherer Differenzierung dienen die vorderen Zähne den erstgenannten Zwecken, die hinteren zum Zerkleinern der Nahrung (Fig. 16). Die meisten Wirbeltiere, bis auf die große Mehrzahl der Säugetiere (S. 153 ff.), haben aber nur ein zum Fangen, Festhalten und Zerfleischen geeignetes Gebiß (Fanggebiß gegenüber dem Mahl- und Kaugebiß).

Fig. 15. † *Titanotherium spec. indet.* (O. *Perissodactyla,* † *Titanotheriidae*).



Unteroligocän (untere White-River-Stufe), Nebraska (aus Hatcher 1902). Jugendlicher Schädel im Zahnwechsel, seitlich, $^1/_6$. *a* frei vorragendes *Nasale*, *b Frontale* ganz vorn mit Höcker, *c Lacrymale*, *d Maxilla*, *e* Augenhöhle gegen die Schläfengrube nicht abgegrenzt, *f Jugale*, *g Parietale*, *h Condylus occipitalis*, *i Squamosum* mit *Processus postglenoidalis* hinter dem Unterkiefergelenk, *di* erster und zweiter Milchschneidezahn, *dc* Milcheckzahn, *dm* erster bis vierter Milchbackenzahn, *pm* zweiter bis vierter Prämolar noch im Kiefer, *m 1* erster Molar schon durchgebrochen, noch kaum abgenutzt, *m 2,3* zweiter und dritter Molar noch im Kiefer.

Nicht nur in der Zahl und Stellung der Zähne, sondern auch in der Dentinstruktur zeigt sich eine Beschränkung, da sie im Allgemeinen bei den höheren Formen nur eine einfache ist (*Pulpodentin*). Dagegen ist die einfachste und häufigste Zahnform, der Kegelzahn, nicht nur bei vielen Fischen, sondern vor allem bei den allermeisten Säugetieren durch kompliziertere Gestalten ersetzt, auch zeigt sich in denselben Gruppen zugleich eine Differenzierung darin, daß die Zähne je nach dem Standort eine verschiedene Form haben (*Anisodontie,* Fig. 15 und 16 gegenüber der *Isodontie,* Fig. 10, S. 7 und Fig. 14, S. 11). Nicht selten sind übrigens die Zähne zum Teil oder ganz rückgebildet und dann in der Regel durch hornige Gebilde (Hornschnäbel, Barten) ersetzt, so bei Schildkröten, Vögeln, Bartenwalen.

Wie die ebenfalls oberflächlichen hornigen Gebilde sind die zahnartigen der Abnutzung besonders ausgesetzt. Sie sind deshalb nur selten in einer Generation vorhanden (*Monophyodontie*) und wachsen dann oft von ihrer Basis aus ständig nach wie die Stacheln der Sägefischsäge und die Nagezähne der Nagetiere (Fig. 17), sondern sie werden meist wied



Fig. 16. †*Phlaocyon leucosteus Matthew* (O. *Carnivora fissipedia, Procyonidae*).

Oberoligocän (oberste White-River Schichten), Colorado (aus Wortman und Matthew 1899). Schädel von unten, $^2/_3$. Gebißformel 3. 1. 4. 2. Hintere Backenzähne höckerig, *Bullae* groß.

holt abgeworfen und durch eine neue Generation ersetzt, die bei den Kiefern innen unter der Schleimhaut innerhalb der Hautknochen sich bildet, ein Vorgang, der bei höheren Wirbeltieren im Allgemeinen weniger oft nacheinander stattfindet als bei den niederen (*Polyphyodontie* gegenüber der *Diphyodontie*). (Fig. 21, S. 18 u. Fig. 15, S. 12).



Fig. 17. *Lepus timidus L.* (O. *Rodentia*, U. O. *Duplicidentata, Leporidae*).

Rezent, Bayern (Originalfigur). Vertikaler Querschliff durch einen unteren Nagezahn, schematisiert, $^2/_1$. Pulpahöhle unten weit offen, vorn dicke Schmelzschicht, hinten kein Schmelz, Dentinröhrchen einfach, weicheres Dentin oben schräg abgenutzt.

Nach der Ausbildung ihres Skeletts, des Atem- und Blutgefäßsystems und der Geschlechtsorgane werden die Wirbeltiere in die 6 Klassen der *Cyclostomata, Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves* und *Mammalia* geteilt, die bis auf die erste in zahlreichen fossilen Resten bekannt sind. Die ältesten, äußerst dürftigen kennt man aus dem Untersilur bei St. Petersburg und von Canyon City in Nordamerika (Fig. 3, S. 3).

Neuere Literatur über Vertebrata.[1]

Abel: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere, Stuttgart 1912.

Ameghino, Fl.: Les formations sédimentaires du Crétacé supérieur et du Tertiaire de Patagonie. Anal. Mus. nacion. Buenos Aires, T. 15, 1906 (Tertiäre Wirbeltiere).

Andrews: A descriptive catalogue of the tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt, London 1906 (Obereocäne und unteroligocäne Fische, Reptilien und Säugetiere).

Broom: Contributions to south african Palaeontology. Ann. S. Afric. Mus., Vol. 7, Part 3, London 1909 (Details über triasische Fische, Reptilien und Amphibien).

Dollo: The fossil Vertebrata of Belgium. Ann. New York Acad. Sci., Vol. 19, New York 1909 (Liste).

[1] Hier wie im Folgenden werden nur wichtigere, besonders zusammenfassende Abhandlungen mit zahlreichen Literaturangaben genannt, die nach dem Erscheinen von Zittel: Handbuch der Paläontologie, Band 3 (Pisces, Amphibia, Reptilia, Aves), München 1887—1890 und Band 4 (Mammalia), 1890—1893, und von Lydekker: Catalogue of the fossil Mammalia in the British Museum, Part 1—5, London 1885—1887 und „of the fossil Reptilia and Amphibia, Part 1—4, 1888—1890 publiziert worden sind.

Fritsch, A.: Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. 4 Bände, Prag 1883—1900 (Oberkarbone und wenige permische Fische, Amphibien und Reptilien).
Hay: Bibliography and catalogue of the fossil Vertebrata of North America. Bull. Un. St. geol. Survey Nr. 179, Washington 1902 (Liste).
Lambe: The progress of Vertebrate paleontology in Canada. Canad. R. Soc. transact., Ser. 2, Vol. 10, Ottawa 1905 (Liste).
Laube: Synopsis der Wirbeltierfauna der böhmischen Braunkohlenformation und „Nachtrag" dazu, Prag 1901. (Tertiäre Wirbeltiere.)
Selenka und Blanckenhorn: Die Pithecanthropus-Schichten auf Java, Leipzig 1911 (Altdiluviale Fische, Reptilien und Säugetiere).
Zittel: Grundzüge der Paläontologie, Vertebrata, 2. Aufl., München 1911.

Neuere Literatur über Tetrapoda.

Case: Systematic paleontology of the miocene deposits of Maryland, Mammalia, Aves and Reptilia. Maryland geol. Survey, Miocene, System. paleont., Baltimore 1904.
Depéret: Les animaux pliocènes du Roussillon. Mém. Soc. géol. France. Paléont., T. 3, Paris 1890.
Harlé: Essai d'une liste des Mammifères et oiseaux quarternaires connus jusqu'ici dans la peninsule iberique. Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, T. 9, Paris 1909.
Jaekel: Über die ältesten Gliedmaßen der Tetrapoden. Sitz.-Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1909.
Jaekel: Über die Klassen der Tetrapoden. Zool. Anzeiger, Bd. 34, Jena 1909.
Stromer: Neue Forschungen über fossile lungenatmende Meeresbewohner. Fortschr. naturw. Forschung, Bd. 2, Berlin 1910.
Thevenin: Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Ann. de Pal., T. 5, Paris 1910.
Williston: The faunal relations of the early Vertebrates. Journ. of Geol., Chicago 1909.

1. Klasse: Cyclostomata, Rundmäuler.

Die wenigen Gattungen niederster Wirbeltiere, die sich durch das Fehlen von Flossenstrahlen, Schuppen und Dentinzähnen, von Kiefern, einer Hinterhauptsregion, von paarigen Gliedmaßen und einer wohlgegliederten Wirbelsäule, sowie durch den Besitz einer unpaaren Nase auszeichnen, sind infolge mangelnder Skelettverkalkung fossil unbekannt. Doch wird der in dem Unterdevon (Old Red) von Schottland in verkohltem Zustande vorkommende bis 5 cm lange *Palaeospondylus Gunni Traquair* von vielen hier angereiht. Er ist im Schädel und dem unpaaren Flossensaum in der Tat den Rundmäulern recht ähnlich, unterscheidet sich aber von ihnen durch den Besitz paariger Kapseln vorn am Schädel, sowie regelmäßiger Kiemenbogen statt des Kiemenkorbes der rezenten *Cyclostomen* und durch ringförmige Wirbel.

2. Klasse: Pisces, Fische.

Die außerordentlich formenreichen Wasserbewohner schwimmen in der Regel durch seitliche Bewegungen ihrer hinteren Körperhälfte. Dementsprechend sind sie meist spindelförmig, der Schädel und die vorderen Wirbel sind sehr häufig unbeweglich verbunden, es ist nur eine Rumpf- und Schwanzregion unterscheidbar, welch letztere geschlossene Ventralbogen der Wirbel hat, und es sind mit Achsenskeletten versehene unpaare und paarige Flossen und eine Kiemenatmung ausgebildet. Verkalkte Hautgebilde (Schuppen und Zähne) sind in der Regel in sehr großer Zahl vorhanden, selten nur wenige größere (Fig. 32, S. 24), und dann sind manchmal nahe verwandte Formen ganz oder fast ganz nackt oder nur mit sehr schwacher Bezahnung versehen. Es sind oft zahnartige Dentingebilde von der mannigfaltigsten Struktur und Form, die meistens einem starken Wechsel unterliegen, und sehr oft kommen auch Hautknochen dazu, während bei den höheren Formen die Dentinzähne auf die Mundhöhle beschränkt sind.

Das Innenskelett ist vielfach nur knorpelig und bindegewebig, bei höheren Formen aber mit sehr zahlreichen Knochen versehen. Am Hirnschädel ist wie bei allen höheren Wirbeltieren die Nase paarig, aber nur bei den *Dipnoern* ist ein Gang in die Mundhöhle ausgebildet (Fig. 37, S. 28). Das Gehörlabyrinth, wohl als Empfindungsorgan für Gleichgewichtslage für die Fische besonders wichtig, ist sehr groß, und ein besonderes Hautsinnesorgan, die Seitenlinie, erstreckt sich vom Kopfe meist weit nach hinten, wobei oft Furchen am Kopf und eine Reihe durchbohrter Schuppen seine Lage angeben (Fig. 41, S. 31). Im Visceralskelett sind hinter dem Kiefer- und Zungenbeinbogen stets mindestens fünf Kiemenbögen vorhanden (Fig. 12, S. 9). Die Wirbelsäule ist bei manchen niederen Formen nur durch obere und untere Bogen vertreten, gewöhnlich sind aber in der Zahl sehr wechselnde amphicöle Wirbel vorhanden, an welchen Rippen gelenken, welche einer ventralen Verbindung durch ein Brustbein entbehren. Manches bei rezenten und fossilen Fischen deutet übrigens darauf hin, daß auf jedes Körpersegment ursprünglich zwei Bogen und Körper kamen.

Von den Flossen, deren Vorderrand oft durch besonders starke Dentin- oder Knochenstacheln oder durch Schuppen verstärkt wird, ist die vertikale Schwanzflosse in ihrer verschiedenen Ausbildung bemerkenswert. Bald ist sie nämlich über und unter dem Ende der geraden Wirbelsäule gleichartig ausgebildet (*Diphycerkie*, Fig. 12, S. 9), was sich vielfach bei Embryonen, selten bei Erwachsenen findet; bald ist ihr unterer

Lappen stärker und das Ende der Wirbelsäule in den oberen längeren Lappen aufgebogen (*Heterocerkie*, Fig. 18 und Fig. 2, S. 3), was sich bei manchen Embryonen und bei sehr vielen niederen Fischen dauernd findet; bald ist das stark aufgebogene Ende der Wirbelsäule rückgebildet und die dahinter befindliche Flosse in eine äußerlich gleiche obere und untere Hälfte geteilt (*Homocerkie*, Fig. 19), was nur bei den erwachsenen höchsten Fischen vorkommt.

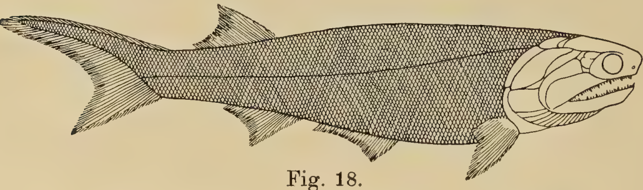


Fig. 18.
† *Cheirolepis Treilli Ag.* (O. *Ganoidei*, U. O. †*Heterocerci*, † *Palaeoniscidae*).
Unterdevon, (unteres Old Red) Schottland (aus A. Smith Woodward 1898). Rekonstruktion, 1/9, mit kleineren Ganoidschuppen als sonstige †*Heterocerci*.

Die paarigen Flossen, von welchen die hinteren schwächer und nie mit ihrem Gürtel an der Wirbelsäule befestigt sind, während der Gürtel der Brustflossen sich bei den höheren Fischen an den hinteren Kopfecken befestigt, dienen in der Regel nur zum Steuern und Erhalten der Gleichgewichtslage. Ihr Skelett besteht außer aus den Hautstrahlen meistens aus drei oder zwei kurzen

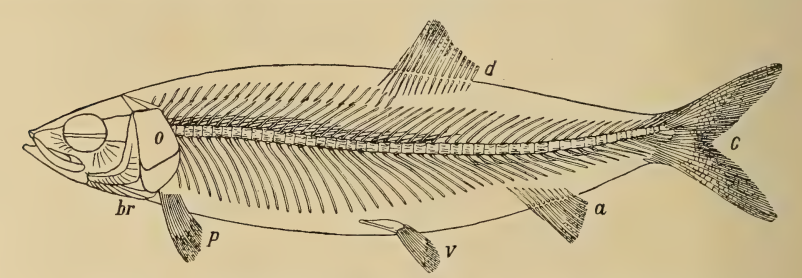


Fig. 19. † *Leptolepis dubius Blainv.* (U. O. † *Malacopterygii*).
Oberster Jura. (Lithographische Schiefer.) Solnhofen in Franken (aus A. Smith Woodward, 1895). Restauration ohne Schuppen, 1/2. *a* Afterflosse, *br* Kiemenhautstrahlen, *c* homocerke Schwanzflosse, *d* Rückenflosse ohne Stacheln, *o* Kiemendeckel, *p* Brustflosse, *v* Bauchflosse.

knorpeligen oder knöchernen Basalstücken und fächerförmig bis fast parallel angeordneten Strahlen oder nur aus letzteren (*Ichthyopterygium*, Fig. 19), selten aus einer Achse von Knorpelstücken mit beiderseitig oder nur einseitig fiederförmig angeordneten Strahlen (biseriales und uniseriales *Archipterygium*, Fig. 12, S. 9).

Unterschiede in den Eingeweiden und den Kiemen, aber auch in der Skelettstruktur gestatten eine Zweiteilung der Fische in die Unterklassen der *Elasmobranchii* und *Teleostomi*. Innerhalb derselben werden

vor allem der verschiedene Bau des Kieferapparates, der paarigen Gliedmaßen und der Schwanzflosse, ferner Wirbel, Schuppen und z. T. auch Zähne zur Trennung von Ordnungen und Unterordnungen, das Verhalten letzterer und der Rückenflossen u. a. zu der von Familien verwandt.

1. Unterklasse: Elasmobranchii.

Die Haifische im weitesten Sinne besitzen ein Hautskelett aus kleinen Placoidschuppen, die wie die meist sehr zahlreichen und ebenfalls nur mit ihrer Trabekulardentinbasis (Wurzel) locker im Bindegewebe befestigten Zähne aus Dentin und meist auch auf ihrer Kronenoberfläche aus Schmelz bestehen und öfters zu größeren Trabekulardentin-, selten Pulpodentinstacheln differenziert sind. Die Form der Placoidschüppchen ist in der Regel die einer Spitze, die sich auf einer Basalplatte erhebt (Fig. 20); sie wechselt aber stark und häufig auch bei einem Individuum in den verschiedenen Körperregionen. Auch die Gestalt und Zahl der Zähne ist eine sehr wechselnde. Das Innenskelett ist nur knorpelig und verkalkt zwar öfters teilweise (Fig. 6, S. 5), Knochenkörperchen kommen aber nie vor.

Fig. 20. †*Acrodus falcifer Wagner* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Selachii*, †*Hybodontidae*). Oberster Jura. (Lithographieschiefer.) Solnhofen in Franken (aus Wagner 1861), Placoidschuppen das sogen. Chagrin bildend, von oben, $^{12}/_{1}$.

Die beiderseitigen *Palatoquadrata* und *Mandibularia*, die das Maul oben und unten als Kiefer begrenzen, stoßen vorn fast stets in je einer medianen Symphyse zusammen und tragen hier öfters außer den seitlichen Querreihen von Zähnen unpaare symphyseale, was sonst bei Wirbeltieren nicht vorkommt (Fig. 27, S. 20). Dahinter folgen fünf Kiemenspalten, die nie durch feste Deckel geschützt sind (Fig. 12, S. 9).

Die Wirbelsäule ist manchmal nur ungenügend gegliedert, und ihr Ende ist allermeist mit einer heterocerken Schwanzflosse versehen. Selten ist diese diphycerk oder rückgebildet. Während die Hautstrahlen der Flossen nur hornig sind, kann am Vorderrand der Rückenflosse, bei manchen paläozoischen Formen auch an dem der paarigen Flossen, ein starker Dentin-Stachel als Wellenbrecher und Stütze entwickelt sein (Fig. 2, S. 3), und die Bauchflossen besitzen bei den Männchen in der Regel je einen knorpeligen Begattungsstrahl, da eine innere Befruchtung stattfindet (Fig. 12, S. 9).

Nach der Ausbildung der paarigen Flossen, der Kiefer und der Zähne kann man diese niedersten echten Fische in die Ordnungen *Plagiostomi*, †*Proselachii*, †*Acanthodi* und *Holocephali* teilen. Viele nur in vereinzelten

Zähnen und Flossenstacheln bekannte Formen des Paläozoikums lassen sich aber nicht mit Sicherheit in diese Gruppen einreihen.

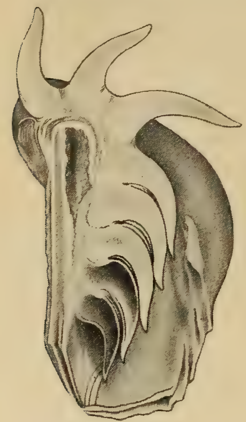


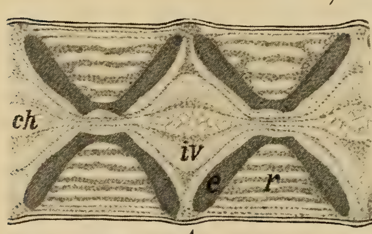
Fig. 21. *Lamna sp.* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Selachii*).
Rezent (aus Owen 1845). Querschnitt durch den Unterkiefer $^2/_3$. Die spitzen Trabekulardentinzähne verkalken innen in einer Schleimhautfalte und rücken dann auf den Kieferrand, wo sie sich aufrichten, funktionieren und dann ausfallen (Polyphyodontes Revolvergebiß).

1. Ordnung: Plagiostomi.

Die Haie und Rochen, zu welchen die größten Fische gehören, leben jetzt fast nur im Meer, selten allerdings in großer Tiefe. Sie zeichnen sich durch den Besitz von Ichthyopterygien mit kurzen Basalknorpeln, gelenkig am Schädel befestigten Kiefern mit Lippenknorpeln und von fast stets fünf unbedeckten Kiemenspalten aus. Abgesehen von *Chlamydoselachus* und wenigen anderen Genera hat ihr Schädel vorn stets einen Vorsprung (*Rostrum*), so daß das Maul ventral liegt. Das Gebiß besteht in der Regel aus vielen spitzen Zähnen, deren Form sehr oft je nach ihrer Stellung auf den Kiefern verschieden ist, und die durch Zähne, welche in Querreihen von innen her nachrücken, ersetzt werden (Revolvergebiß Fig. 21). Die ganze Haut enthält zahllose winzige Placoidschuppen (Fig. 20) und dorsal oft größere Stacheln (Fig. 22). Wichtiger als diese Dentingebilde sind für die systematische Einteilung die häufig verkalkten, sehr zahlreichen Wirbelkörper, da entweder nur ihre vorderen und hinteren konkaven Endscheiben verkalken (Doppelkegel) oder diese noch durch einen Kalk-



Fig. 22. † *Hybodus carinatus* Ag. (O. *Plagiostomi*, U. O. *Selachii*, † *Hybodontidae*).
Unterster Jura (Lias). Lyme Regis, England. (Orig. in München, pal. Sammlung). Rückenflossen-Trabekulardentinstachel, $^2/_3$. *b* im Fleisch steckende Basis, *p* Rinne am Hinterrand für den Vorderrand des Flossenknorpels, *z* Zähnchen am freien Hinterrand.



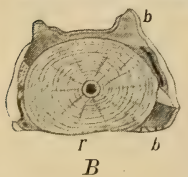


Fig. 23. *Squatina vulgaris* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Batoidei*). Rezent (aus Hasse 1882). *A* Längsschnitt durch die Mitte der Wirbelsäule, *ch Chorda dorsalis* in den Wirbeln eingeschnürt, im Intervertebralraum *iv* erweitert, *e* verkalkte konkave Endfläche, *r* ringförmige Verkalkungen eines tektispondylen Wirbels. *B Squatina* † *spec.* Oberste Kreide (Senon) Maastricht in Holland (aus Hasse 1882). Querschliff durch die Mitte eines Wirbels, $^1/_1$. *b* verkalkte Bogenbasis, *r* ringförmige Verkalkungen des Körpers.

ring um die *Chorda* verbunden werden (zyklospondyle Wirbel), um den sich dann weitere konzentrische verkalkte Lagen (tektispondyle, Fig. 23) oder solche nur in einzelnen Radien bilden können (asterospondyle, Fig. 24).

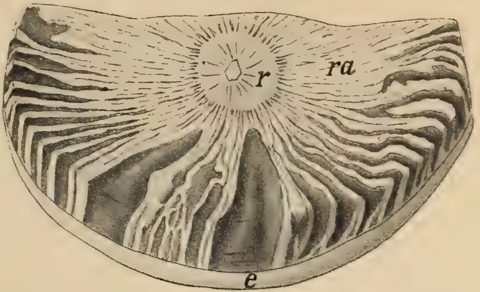


Fig. 24. *Oxyrhina †Mantelli Ag.* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Squaloidei, Lamnidae*). Obere Kreide (Niobraraschichten), Logan in Kansas (aus Eastman 1895). Querschnitt durch die Mitte eines asterospondylen Wirbels, $^2/_3$. *e* Rand der konkaven Endfläche, *r* ringförmige Verkalkung, *ra* radiale Verkalkungen.

Die Haifische, welche die eine **Unterordnung *Squaloidei*** bilden, bevölkern jetzt als meist gute Schwimmer alle Meere. Als solche haben sie einen zylindrischen Körper mit wohlentwickeltem, heterocerkem Schwanz und fünf, selten sechs oder sieben Kiemenspalten vor oder über den nicht sehr großen Brustflossen. Ihre Wirbel sind in der Regel nicht oder wenig verkalkt oder asterospondyl. Rückenflossenstacheln sind öfters vorhanden; ihr Gebiß dient meistens zum Ergreifen, Zerreißen oder Zerschneiden der Beutetiere, weshalb in der Regel nur eine Längsreihe von spitzigen Zähnen gleichzeitig funktioniert (Fig. 21). Ihre meisten Familien lassen sich nur bis in die obere Kreide zurückverfolgen, die asterospondylen *Scylliidae* und *Lamnidae* aber, von welchen erstere spitze Zähnchen mit einer Pulpahöhle, letztere solche aus Trabekulardentin haben, bis in den Jura (Fig. 21 u. Fig. 24). Ebensoweit gehen auch die *Notidanidae* zurück, die in mancher Beziehung z. B. auch in ihren Doppelkegelwirbeln besonders primitiv sind und mehrspitzige Zähne aus Trabekulardentin haben (Fig. 25), sowie die *Squatinidae*, die äußerlich und in ihren tektispondylen Wirbeln den Rochen gleichen (Fig. 23, S. 18). Die *Cestraciontidae* aber, die jetzt nur in einem Genus im pazifischen Ozean vertreten sind und sich durch asterospondyle Wirbel und

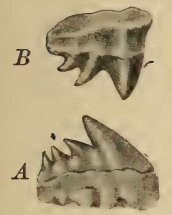


Fig. 25. *Notidanus †eximius Wagner* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Squaloidei, Notidanidae*). Oberster Jura, Schnaitheim, Württemberg (aus A. Smith Woodward 1886). *A* Unterer Seitenzahn von außen, $^1/_1$. *B* Oberer Seitenzahn von innen, $^1/_1$. Haben weniger Spitzen und niedrigere Wurzeln als bei geologisch jüngeren *Notidanidae*.



Fig. 26. †*Synechodus dubrisiensis Mackie* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Squaloidei, Cestraciontidae*). Oberste Kreide (Senon). Sussex, England (aus A. Smith Woodward 1889). Mehrspitzige Zähne eines vollständig erhaltenen Gebisses der I ersten, II der zweiten, VI sechsten, VIII achten und X seitlichen Querreihe, seitlich $^2/_1$.

vor allem durch ein Pflaster dicht gestellter, polsterförmiger, in der Symphysenregion aber mehrspitziger Zähne auszeichnen (Fig. 26), sind wohl schon in der Trias vorhanden.

Im Gebiß und im Besitz von zwei Rückenstacheln sowie von fünf Kiemenbogen stehen ihnen die †*Hybodontidae* nahe, die aber im Schädelbau und der mangelnden Wirbelverkalkung sich dem fossil kaum bekannten *Chlamydoselachus* nähern (Fig. 2, S. 3 und Fig. 22, S. 18). Sie sind nicht bloß im ganzen Mesozoikum, sondern in fast nur vereinzelten Resten auch schon im Perm und Karbon als älteste echte Haie verbreitet.

Die andere **Unterordnung *Batoidei*** umfaßt neben den schon im Eocän häufigen spindelförmigen Sägehaien, *Pristidae*, die sich durch ihr langes mit Trabekulardentinstacheln bewehrtes und stark verkalktes Rostrum auszeichnen, die meist bodenbewohnenden, dorsoventral platten Rochen. Sie bewegen sich vor allem mit Hilfe ihrer stark vergrößerten und die fünf Kiemenspalten überdeckenden Brustfloßen fort, während ihre unpaaren Flossen und der ganze Schwanz mehr oder weniger schwach ausgebildet sind. Sie haben zwar öfters Haut-, aber keine Flossenstacheln. Ihre Wirbel sind fast stets tektispondyl, und die gewöhnlich kleinen Zähne funktionieren in mehreren Querreihen gleichzeitig.

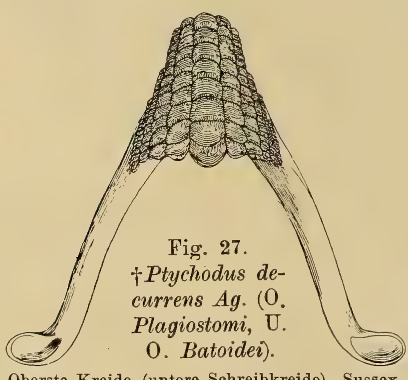


Fig. 27. †*Ptychodus decurrens Ag.* (O. *Plagiostomi*, U. O. *Batoidei*).
Oberste Kreide (untere Schreibkreide). Sussex, England (aus A. Smith Woodward 1904). Unterkiefer restauriert, $^1/_2$. Das aus gerieften Pflasterzähnen bestehende Gebiß ist auf die Symphysenregion beschränkt.

Auch von ihnen lassen sich die meisten nicht weiter als bis höchstens in die obere Kreide zurückverfolgen, nur die weniger spezialisierten *Rhinobatidae*, deren Brustflossen nicht bis vor den verlängerten Kopf reichen und deren kleine Zähne aus Pulpodentin bestehen, gehen fast unverändert bis in den oberen Jura Europas zurück. An die im Tertiär häufigen, in der oberen Kreide seltenen *Myliobatidae*, die mit großen, oben flachen Pflasterzähnen aus Trabekulardentin versehen sind und Schwanzstacheln besitzen, reiht sich endlich wohl † *Ptychodus* in der oberen Kreide an, dessen Zahnpflaster aus viereckigen Zähnen besteht, deren kissenförmig gewölbte Krone gerieft ist (Fig. 27).

Die triasischen, permischen und karbonischen *Plagiostomi* sind fast nur in vereinzelten Zähnen und Stacheln aus Trabekulardentin bekannt, da ihr Innenskelett wohl nur ausnahmsweise verkalkt ist, und zeigen manches Fremdartige. Ihr Bau und ihre zoologische Stellung

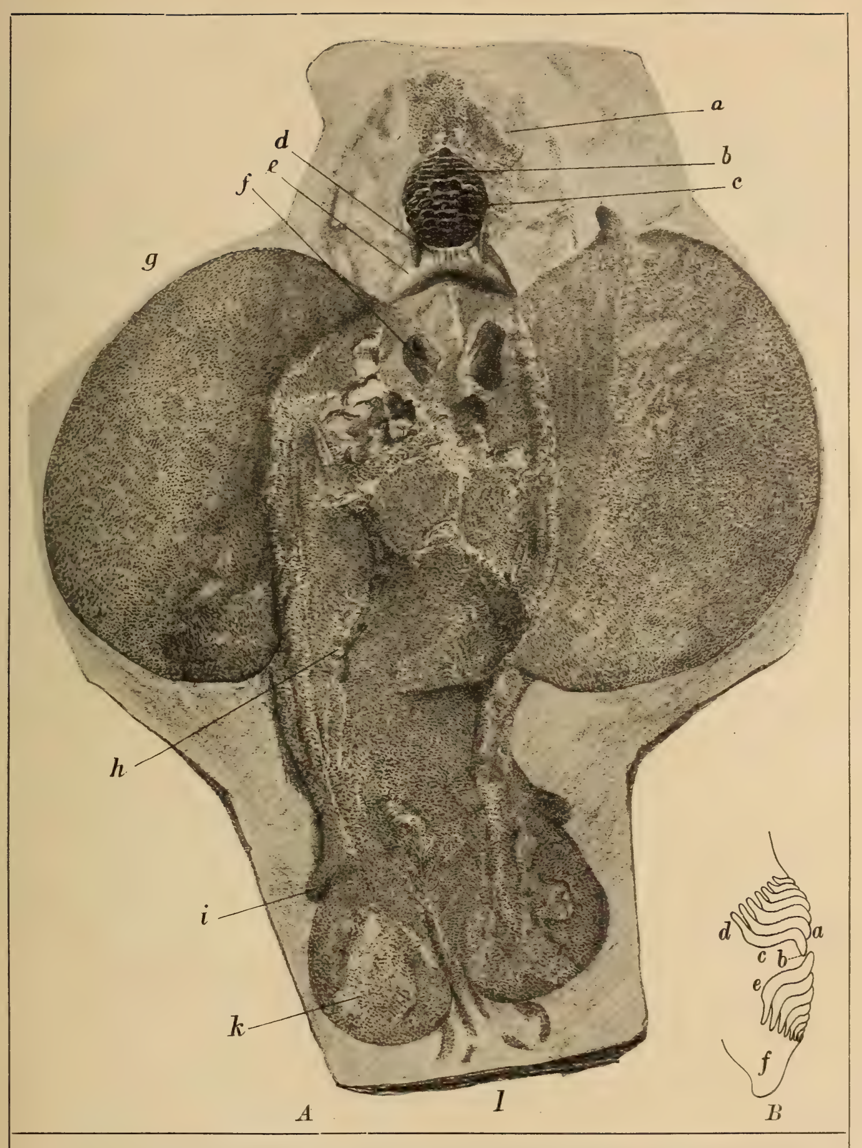


Fig. 28. †*Janassa bituminosa Schloth.* (O. *Plagiostomi*, †*Petalodontidae*).
Mittleres Perm (Kupferschiefer), Thüringen (nach einem Orig. in der pal. Sammlung in München, teilweise ergänzt nach anderen Orig. von dort und von der Berliner geolog. Landesanstalt und nach Jäkel 1899). *A* Ventralseite eines plattgedrückten Fisches, $^1/_3$. *a* Kopf undeutlich umgrenzt, *b* obere, *c* untere Zähne in je 7 Querreihen von außen, *d* ? Lippenknorpel, *e Mandibulare*, *f* ? Knorpel des Brustgürtels, *g* Brustflosse, *h* ? Darminhalt, *i* abgegliederter Strahl der Bauchflosse, *k* Bauchflosse, *l* Schwanzreste. *B* Medianer Längsschnitt durch das Maul, $^1/_3$. *a* Außenseite, *b* Schneide, *c* quergerippte Kaufläche, *d* Wurzel des jüngsten oberen Zahnes, *e* jüngster unterer Zahn, *f Mandibulare*.



Fig. 29.
†*Cochliodus contortus Ag.* (1838) (U. O. ?*Plagiostomi*, † *Cochliodontidae*).
Marines Unterkarbon, Armagh, Irland. Vier asymmetrisch gewölbte Zahnplatten eines Kiefers in natürlicher Lage, $^1/_4$.

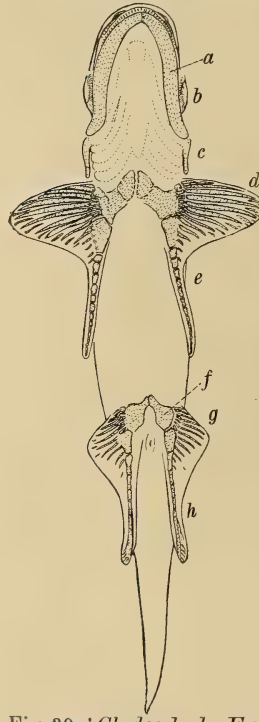


Fig. 30. †*Cladoselache Fyleri Newberry.*
Marines Oberdevon (Cleveland-Schiefer) Ohio (aus Jäkel 1909). Rekonstruktion von unten, $^1/_5$. *a Mandibulare*, *b* Augen mit *Sclerotica*-Ring, *c* Kiemenbögen, *d* Strahlen der Brustflosse, *e* ihre gegliederte Achse [sehr fraglich], *f* Becken, *g* Strahlen der Bauchflosse, *h* ihre gegliederte Achse (viell. Begattungsstrahl).

ist deshalb noch nicht klargestellt. Bei den im Perm und Karbon Europas und Nordamerikas verbreiteten †*Petalodontidae* z. B. ist wenigstens von †*Janassa* (Fig. 28) aus permischem Kupferschiefer Deutschlands der *Squatina*-ähnliche Körper bekannt; ihr Gebiß ist aber ganz eigenartig. Es rücken nämlich die Zähne, die eine quergerippte Oberfläche mit aufgebogener, schneidender Vorderkante besitzen, zwar wie im Revolvergebiß in sieben Querreihen nach außen, aber infolge Nichtausfallens der abgenutzten Zähne schieben sie sich am Kieferaußenrand übereinander, so daß eine wie bei dem rezenten Teleostier *Diodon* zum Zerknacken von Konchylien geeignete massive Kieferbewaffnung entsteht.

Noch merkwürdiger sind die †*Edestidae*, deren Reste in marinen und Süßwasserablagerungen des Perms und Oberkarbons der Nordkontinente verbreitet sind. Man kennt nur zweiseitig symmetrische, seitlich platte, vorn und hinten gezackte Zähne aus Trabekulardentin, die in einer Reihe angeordnet und deren Wurzeln verschmolzen sind, so daß ein bogenförmig bis spiral eingerolltes Organ entsteht, an dem auch verkalkter Knorpel (Fig. 6, S. 5) vorhanden ist. Eine ähnliche Spirale bilden anscheinend Symphysenzähne eines karbonischen, *Cestracion*-ähnlichen Haies, und deshalb wird vermutet, daß die Reste der †*Edestidae* auch ein Symphysenorgan von Haien waren; manche halten sie aber für verschmolzene Rückenflossenstacheln. Endlich sind die besonders im marinen Unterkarbon Europas und Nordamerikas häufigen †*Cochliodontidae* zu erwähnen, deren wenige, asymmetrisch gewölbte Zahnplatten (Fig. 29) nach manchen Autoren durch Verschmelzung *Cestracion*-artiger Seitenzähne entstanden sein, nach andern aber eher Verwandten von *Holocephali* angehören sollen. Von Haien und Rochen unterscheiden sie sich jedenfalls durch den Mangel des für diese so charakteristischen Zahnwechsels.

2. Ordnung: † Proselachii.

Einige schlanke bis 2 m lange Haifische des jüngeren Paläozoikums, die in der mangelnden Verkalkung der Wirbelkörper und wohl auch im Bau des Schädels dem rezenten *Chlamydoselachus*, einem Verwandten der *Notidanidae*, ähnlich sind, lassen sich wegen des Besitzes von gegliederten Achsen in ihren paarigen Flossen zusammenfassen. Die älteren, die **Unterordnung** † ***Cladoselachii*** bildend, sind in einzelnen Zähnen in marinen Ablagerungen des Mittel- und Oberdevons und des Karbons von Nordamerika und Europa verbreitet. Nach vollständigen Resten im Oberdevon Ohios (Fig. 30) sind sie ausgesprochen heterocerk, haben an den paarigen Flossen, von welchen die hinteren etwas denjenigen von *Chlamydoselachus* gleichen, nur vorn einen Lappen mit unter sich parallelen Knorpelstrahlen, um die Augen einen Ring von Dentinplättchen und im Revolvergebiß schmelzlose Trabekulardentinzähne, bei welchen ein Sockel eine jederseits von Nebenspitzen flankierte Hauptspitze trägt. *Chlamydoselachus* hat ganz ähnliche Zähne, aber mit Schmelz und Pulpahöhle.

Die **Unterordnung** † ***Ichthyotomi*** umfaßt Formen mit einem bis auf einen Nackenstachel reduzierten Hautskelett und mit stark verkalktem Innenskelett sowie mit Zähnen, deren Sockel meist zwei divergierende Spitzen aus schmelzbedecktem Trabekulardentin trägt († *Diplodus* Zähne, Fig. 4, S. 4). Ihre Brustflossen besitzen auch hinten Knorpelstrahlen, und in diesen biserialen Archipterygien wie in ihrem diphycerken Schwanz gleichen sie dem rezenten Lungenfisch *Ceratodus* (Fig. 12, S. 9). Ihm waren sie offenbar auch in ihrer Lebensweise, abgesehen vom Nahrungserwerb ähnlich, da ihre Reste in oft pflanzenreichen Süß- und Brackwasserschichten des Perms von Europa, Nordamerika und Australien und des oberen, vielleicht auch des unteren Karbons und der oberen Trias Europas sich finden.

3. Ordnung: † Acanthodii.

An Ganoidfische erinnern in manchem kleine, seitlich platte Fische, die meistens in Süßwasserablagerungen des europäischen Perms, sowie des Karbons und Devons der Nordkontinente verbreitet, aber wohl schon im marinen Obersilur Europas durch Flossenstacheln vertreten sind. Sie gleichen in schwacher Verkalkung des Innenskeletts, dem Mangel eines Rostrums, im Besitz eines heterocerken Schwanzes und von Dentinplättchen um die Augen zwar den *Cladoselachii*, auch sollen einige devonische Formen ähnliche Zähne haben, aber sie sind vor allem in ihrem starken Hautskelett spezialisiert. Ihr ganzer Körper ist nämlich mit

einem Pflaster viereckiger, konzentrisch geschichteter Dentinschüppchen gepanzert, und Stacheln aus Trabekulardentin befinden sich sogar vorn an den vorderen und hinteren paarigen Flossen und bei manchen devonischen Formen auch zwischen diesen, die übrigens wie gewöhnliche Ichthyopterygien gebaut gewesen zu sein scheinen. Verkalkte männliche Begattungsstrahlen fehlen (Fig. 31). Besonders merkwürdig ist, daß bei permischen Vertretern im *Palatoquadratum* und *Mandibulare*, deren Bezahnung meistens ganz schwach und im Gegensatz zu derjenigen der andern *Elasmobranchii* den Kiefern aufgewachsen ist, eine Verkalkung in mehreren getrennten Stücken, ebenso auch ein eigenartiger Bau des Brustgürtels nachgewiesen ist.

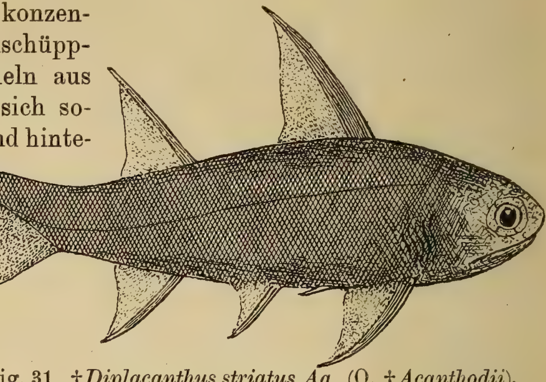


Fig. 31. †*Diplacanthus striatus Ag.* (O. †*Acanthodii*). Unterdevon (Old-Red), Schottland (aus Traquair 1896). Restauration, 1/1. Alle Flossen bis auf die heterocerke Schwanzflosse mit je einem Dentinstachel.

4. Ordnung: Holocephali.

Die jetzt fast nur im marinen Stillwasser weitverbreiteten wenigen Seekatzen haben an Hautskelettgebilden meistens nur einen Rückenstachel und wenige große Zahnplatten, die aus Trabekulardentin bestehen, an der Basis ständig nachwachsen, und die festere Reibbuckel enthalten oder mit schneidenden Rändern wie ein Schnabel funktionieren (Fig. 32). Wie bei den mit ähnlichem Gebiß versehenen *Dipnoi* ist ihr *Palatoquadratum* mit dem Schädel verwachsen (Autostylie); in schwacher Verkalkung des Innenskelettes, im Besitz eines oft ziemlich langen Rostrums, männlicher Begattungsstrahlen und im Bau ihrer Flossen gleichen sie aber Haifischen, von welchen sie wiederum das Fehlen von Wirbelkörpern und Rippen und die Ausbildung eines häutigen Kiemendeckels, sowie vieler Kalkringe um die *Chorda dorsalis* unterscheiden.

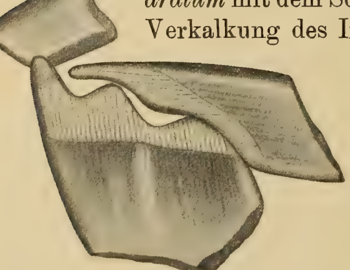


Fig. 32. † *Ischyodus avita H. v. M.* (O. *Holocephali*). Oberster Jura (Lithographie-Schiefer). Eichstädt in Franken (aus Rieß 1887). Gebiß seitlich, 1/1.

Sie lassen sich mit geringen Abweichungen gewöhnlich nur in einzelnen Zähnen und Stacheln bis in den mittleren Jura zurückverfolgen. Im unteren und oberen

Jura Westeuropas schließen sich ihnen jedoch einige Genera an, die unter anderm durch stärker entwickelte Hautskelettgebilde sich unterscheiden (Fig. 33).

Äußerlich sowie in der Struktur ähnliche paarige Zahnplatten finden sich aber schon im marinen Oberdevon Europas und Nordamerikas, im Unterkarbon des letzteren manchmal in Begleitung von Hautschildern und Stacheln. Ob diese †*Ptyctodontidae* bei ihrem großen zeitlichen Abstande zu *Holocephali* gehören, ist noch sehr strittig. Manche reihen sie den †*Arthrodira* oder *Dipnoi* an.

2. Unterklasse: Teleostomi.

Die in der Regel spindelförmigen und seitlich mehr oder minder abgeplatteten höheren Fische, welche wenige Zentimeter bis einige Meter lang sind, zeigen Verknöcherungen im Haut- und meistens auch im Innenskelett. Sie sind gewöhnlich mit Schuppen bedeckt, die bei niederen Formen auf knöcherner Basis eine Dentin- und vor allem eine oberflächliche dichte, fein geschichtete Ganoin, fälschlich Schmelz genannte Schicht tragen. Diese Ganoidschuppen sind entweder rhombisch und dann in schrägen Reihen oft durch eine Art von Gelenken verbunden (Fig. 34) oder rundlich und decken sich dann stärker dachziegelförmig. Letztere Art von meist dünnen Schuppen verliert bei höher stehenden Knochenfischen die Dentin- und Schmelzschicht und dann auch die Knochenkörperchen und besitzt in seiner äußeren Schicht konzentrische Anwachsstreifen, die wie die Jahresringe der Bäume Schlüsse auf das Lebensalter ihrer Träger gestatten (cycloidische Schuppen), bei spezialisierteren Knochenfischen am Hinterrande noch kleine Stacheln [ctenoide Schuppen (Fig. 45 B, S. 34)] oder in der Mitte aufragende Fortsätze.

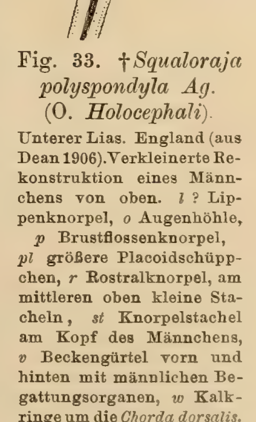


Fig. 33. †*Squaloraja polyspondyla Ag.* (O. *Holocephali*). Unterer Lias. England (aus Dean 1906). Verkleinerte Rekonstruktion eines Männchens von oben. *l* ? Lippenknorpel, *o* Augenhöhle, *p* Brustflossenknorpel, *pl* größere Placoidschüppchen, *r* Rostralknorpel, am mittleren oben kleine Stacheln, *st* Knorpelstachel am Kopf des Männchens, *v* Beckengürtel vorn und hinten mit männlichen Begattungsorganen, *w* Kalkringe um die *Chorda dorsalis*.

Die in ihrem Bau sehr verschiedenen Flossen sind meistens mit gegliederten knöchernen, statt mit hornigen Hautstrahlen versehen; außer in der Schwanzflosse können bei höherer Spezialisierung die kleinen Knochenstückchen der Strahlen zu festen Stacheln verschmelzen, die an

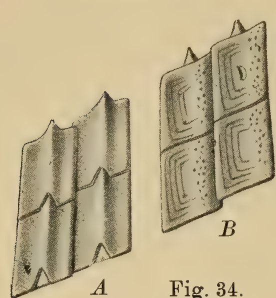
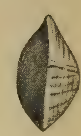


Fig. 34. †*Amblypterus Duvernoyi Ag.* (U. O. †*Heterocerci*). Unteres Perm, Glatz in Schlesien (aus Agassiz 1833). Rhombische Ganoidschuppen, gelenkig verbunden, vergrößert. *A* von innen, *B* von außen.





A Fig. 35. *B* *Otolithus* †*crassus Koken.* Alttertiär (Barton Clay). Südengland (aus Newton 1889). *A* Unterseite. *B* Schmalseite, 1/1 eines zu *Arius* (U. O. *Ostariophysei*, Fam. *Siluridae*) gehörigen rechten Gehörsteines.

der Basis ein Gelenk besitzen; Dentinstacheln kommen aber nicht vor. Der Beckengürtel ist fast stets reduziert, der Brustgürtel mit den hinteren Kopfecken verbunden.

Der selten mit einem Rostrum versehene Schädel und das Visceralskelett sind in der Regel in sehr vielen Stücken verknöchert, von welchen das große *Parasphenoid* der Schädelunterseite besonders zu erwähnen ist. Doch bleibt der Schädel stets teilweise knorpelig. Auf allen möglichen Knochen können im Maul bis zum Schlund Zähne, die gewöhnlich zahlreich und spitz bis ganz stumpf sind, aufgewachsen sein und alternierend durch neue ersetzt werden, die innen an ihrer Basis entstehen und diese zur Rückbildung und schließlich zum Abbrechen bringen.

Die Kiemen sind nicht durch Hautbrücken getrennt und durch seitliche Hautknochenplatten (*Opercula*), sowie in der Regel noch unten durch Kiemenhautstrahlen geschützt (Fig. 19, S. 16), und gewöhnlich ist in der Leibeshöhle eine Schwimmblase vorhanden, die als statischer Apparat, selten zur Atmung dient (Fig. 40, S. 30). Endlich sind in dem Gehörorgan allermeist feste, kalkige Otolithen enthalten, die systematisch verwertbare Formen besitzen (Fig. 35).

Die außerordentlich formenreiche Unterklasse läßt sich vor allem nach der Ausbildung der paarigen Flossen und der Befestigung des *Palatoquadratum*, sowie der Schuppen in die drei Ordnungen *Dipnoi*,



Fig. 36. †*Ceratodus runcinatus Plien.* (O. *Dipnoi*, *Monopneumones*). Obere Trias (Lettenkohle). Württemberg (aus Teller 1891). *A* Gaumenzahnplatte. *B* Unterkieferzahnplatte von der Kaufläche, die anstoßende Platte ist ergänzt, 1/2.

Ganoidei und *Teleostei* teilen, doch sind letztere durch Übergänge so verbunden und ihre Unterschiede in den Weichteilen im fossilen Zustande so äußerst selten nachweisbar, daß ihre Trennung hier nur aus praktischen Gründen beibehalten ist.

1. Ordnung: Dipnoi.

Die drei in Sümpfen der Südkontinente lebenden Genera der Lurchfische zeichnen sich dadurch aus, daß sie wie die Amphibien zeitweise mit der Lunge atmen und deshalb auch Nasengänge haben (Fig. 37 B). Ihr Innenskelett ist sehr wenig verknöchert, Wirbelkörper sind nicht ausgebildet und ihre Cykloidschuppen und Schädeldeckknochen nur bei den älteren paläozoischen Formen mit einer Ganoinschicht überzogen. Sie besitzen sämtlich Archipterygien und abgesehen von den älteren devonischen Formen eine lange, diphycerke Schwanzflosse (Fig. 227, S. 276). Wie die *Elasmobranchii* haben sie hornige Flossenhautstrahlen und eine Spiralfalte im Darm, und wie bei den *Holocephali* ist das *Palatoquadratum* mit dem Schädel verschmolzen (Autostylie) und ein Paar großer Zahnplatten aus Trabekulardentin oben und unten vorhanden. Sie sind hier aber mit mindestens drei fächerförmig angeordneten Kanten versehen, die bei den paläozoischen Formen meistens mit je einer Höckerreihe besetzt sind und ebenso wie die Ontogenie der rezenten wohl auf eine Entstehung durch Verwachsung von Einzelzähnen hinweisen. Außer ihnen sind übrigens bei den rezenten Formen noch ein paar kleine, obere Stiftzähne, bei wenigen paläozoischen aber zahlreichere Zähnchen vorhanden. Ober- und Zwischenkieferknochen fehlen jedoch.

Von den *Dipneumones*, deren zu Lungen umgebildete Schwimmblase paarig ist, und deren paarige Flossen sehr schwach sind, kennt man nur dürftige fossile Reste aus tertiären Süßwasserablagerungen Ägyptens. Die niederer organisierten *Monopneumones* zeichnen sich von jenen durch eine unpaare Lunge und wohlentwickelte Archipterygien aus und sind jetzt in einer Art [*Epiceratodus*] auf Queensland beschränkt. Sie lassen sich aber in einem ihr nahe verwandten Genus †*Ceratodus* in mesozoischen Süßwasserablagerungen, speziell in der Trias, hier in Deutschland auch in denen eines Binnenmeeres, fast universell verbreitet nachweisen, allerdings fast nur durch isolierte Zähne (Fig. 36).

Zahlreiche Formen kommen in paläozoischen Schichten, meist Binnenablagerungen Europas, Nordamerikas und Australiens vor. Die Mehrzahl der permischen und oberkarbonischen schließt sich eng an †*Ceratodus* an, der etwas stärker verknöchert ist als die lebende Art. Ältere Formen dagegen weichen z. T. durch den Besitz auch isolierter Zähnchen und die ältesten im Ober- und Mitteldevon (vor allem im Old-Red Sandsteine)

insbesondere durch Heterocerkie und noch stärkere Hautskelettentwicklung erheblicher ab und nähern sich den gleichalterigen *Crossopterygii* (Fig. 37 und Fig. 227, S. 276).

2. Ordnung: Ganoidei.

Die gestreckten bis kurzen und hohen Schmelzschupper besitzen meistens rhombische oder cykloidische Ganoidschuppen (Fig. 34, S. 26). Hautknochen, wovon zwischen den Unterkiefern gelegene Kehlplatten besonders zu erwähnen sind, spielen bei ihnen eine große Rolle, ihr Innenskelett ist aber sehr oft recht unvollkommen verknöchert, und speziell an den Wirbelkörpern finden sich alle Stadien der Verknöcherung. Sie geht von den Bogen aus und findet an den Körpern zunächst in mehreren Stücken statt (rhachitome Wirbel, Fig. 38 B), die dann zu Ringen (embolomere Wirbel, Fig. 38 C) und nur bei den höchststehenden zu einfachen (stereospondylen) Wirbeln sich zusammenschließen. Ihr *Palatoquadratum* ist stets gelenkig mit dem Schädel verbunden, und ihre Zähne sind zahlreich. Nicht nur in der oft ausgiebigen Erhaltung des Knorpelskeletts, sondern auch in manchen Weichteilen, z. B. in dem Vorhandensein einer Spiralfalte im Darm (Fig. 38 A) zeigen sie noch Beziehungen zu den *Selachii*, und wie sie haben sie eine meistens heterocerke, seltener diphycerke Schwanzflosse, wobei aber alle Arten von Übergängen zur Homocerkie vorkommen. Häufig sind übrigens die Vorderränder dieser

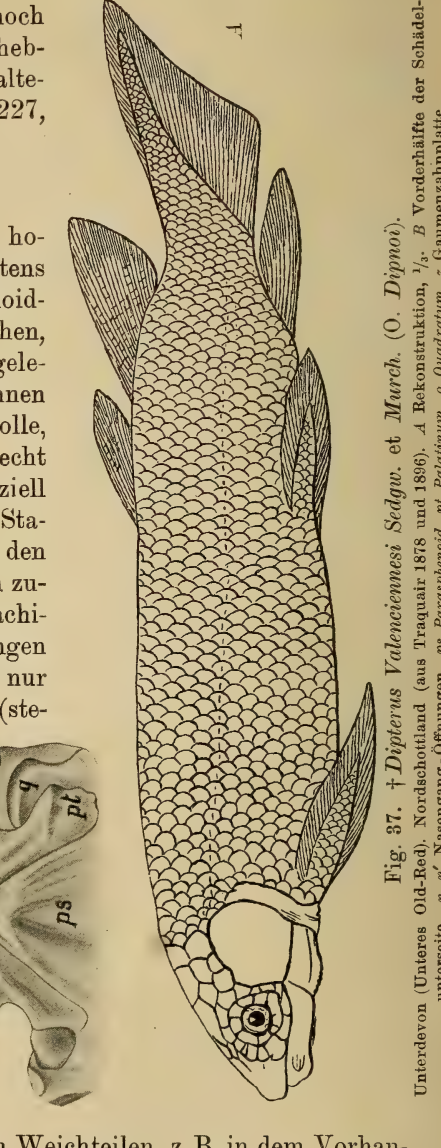


Fig. 37. † *Dipterus Valenciennesi Sedgw.* et *Murch.* (O. *Dipnoi*). Unterdevon (Unteres Old-Red). Nordschottland (aus Traquair 1878 und 1896). *A* Rekonstruktion, $^1/_3$. *B* Vorderhälfte der Schädelunterseite. *n, n'* Nasengang-Öffnungen, *ps Parasphenoid*, *pt Palatinum*, *q Quadratum*, *z* Gaumenzahnplatte.

und der anderen Flossen durch besondere Schuppen (*Fulcra*, Fig. 38 A) verstärkt, während Flossenstacheln fast nie auftreten.

Die wenigen lebenden, fast ganz auf das Süßwasser beschränkten Genera sind die Vertreter von drei einst viel stärker entwickelten Unterordnungen, die nach dem Bau der Flossen, des Brustgürtels, der Schuppen und des Innenskeletts unterschieden werden, während bei der Trennung der Familien z. T. auch die allermeist zahlreichen, spitzen bis halbkugeligen Zähne mit herangezogen werden.

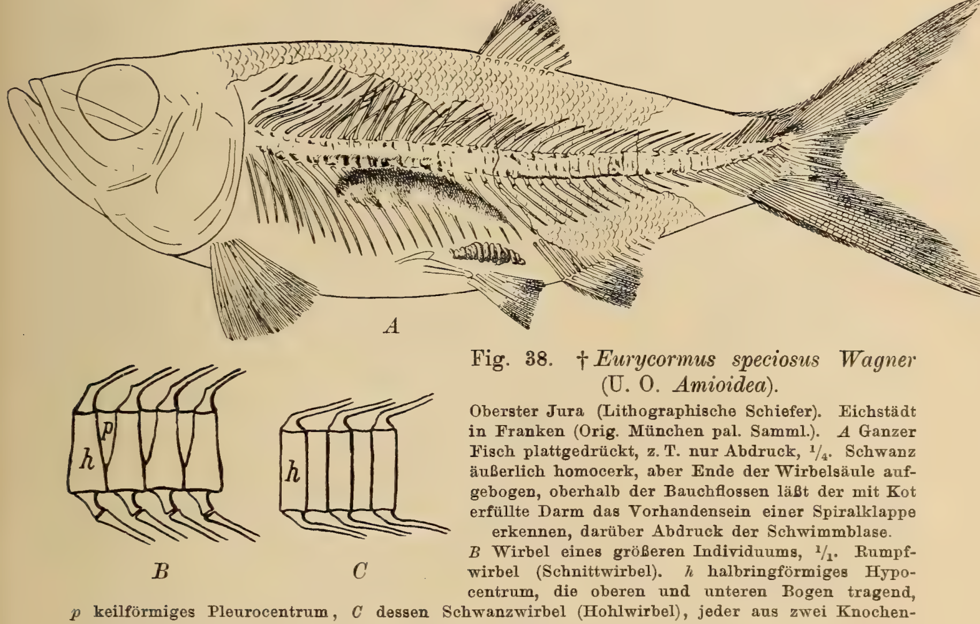


Fig. 38. † *Eurycormus speciosus Wagner* (U. O. *Amioidea*).
Oberster Jura (Lithographische Schiefer). Eichstädt in Franken (Orig. München pal. Samml.). *A* Ganzer Fisch plattgedrückt, z. T. nur Abdruck, $^1/_4$. Schwanz äußerlich homocerk, aber Ende der Wirbelsäule aufgebogen, oberhalb der Bauchflossen läßt der mit Kot erfüllte Darm das Vorhandensein einer Spiralklappe erkennen, darüber Abdruck der Schwimmblase. *B* Wirbel eines größeren Individuums, $^1/_1$. Rumpfwirbel (Schnittwirbel). *h* halbringförmiges Hypocentrum, die oberen und unteren Bogen tragend, *p* keilförmiges Pleurocentrum, *C* dessen Schwanzwirbel (Hohlwirbel), jeder aus zwei Knochenringen bestehend, *h* vorderer Ring, die Bogen tragend.

Die ***Crossopterygii*** zeichnen sich vor allen *Ganoidei* durch paarige Flossen mit beschuppter Achse (Quastenflossen, Fig. 53, S. 42) aus, in denen bei zwei devonischen Genera ein Archipterygium-artiges Innenskelett nachgewiesen ist (Fig. 54, S. 47). Sie besitzen einen diphycerken, bei den ältesten Genera öfters heterocerken Schwanz, gleichen in ihren Flossen also den *Dipnoi*. Die zwei in Flüssen des tropischen Afrika lebenden Genera haben verknöcherte Wirbelkörper, Stacheln in der Rückenflosse und dicke, rhombische Ganoidschuppen, die auch im Obereocän Ägyptens gefunden wurden.

Die entfernt verwandten Formen, die in großenteils marinen Ablagerungen des europäischen, nordamerikanischen und australischen Pa-

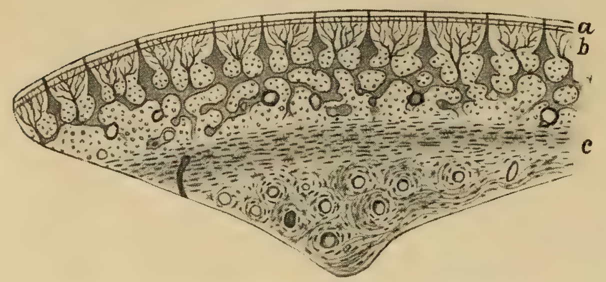


Fig. 39. †*Osteolepis sp.* (U. O. *Crossopterygii*). Devon, Rußland (aus Pander 1860). Etwas schematisierter Querschliff einer rhombischen Ganoidschuppe vergrößert. *a* Ganoinschicht, *b* Dentinschicht, sogenanntes Kosmin, *c* Knochenschicht, z. T. mit vielen Gefäßkanälen.

läozoikums bis zum Devon zurück, im marinen Mesozoikum aber fast nur in Europa nachgewiesen sind, haben nie Flossenstacheln und meistens cykloidische Ganoidschuppen von anderer, oft komplizierter Struktur und ganz unverknöcherte Wirbelkörper (Fig. 39 u. 40). Im Karbon bis zum Mitteldevon, wo sie am häufigsten sind und mehrere Familien umfassen, haben manche dicke, rhombische Schuppen, einige auch unvollkommen verkalkte Wirbel und mehrere im unteren Teile ihrer Kegelzähne eine komplizierte Dentinstruktur wie triasische Amphibien (Labyrinthstruktur, Fig. 61, S. 58). Mehrere devonische Formen besitzen auch an der Mittelnaht ihrer Stirnbeine eine unpaare Öffnung, die vielleicht dem bei diesen an der Mittelnaht der Scheitelbeine gelegenen *Foramen parietale* wohl für die Epiphyse entspricht.

Von den andern, stets mit gewöhnlichen Ichthyopterygien versehenen Ganoidfischen zeigen die ***Chondrostei*** ein fast ganz knorpeliges Innenskelett, keine Wirbelkörper und eine sehr schwache Ausbildung des Visceralskeletts, der Zähne, Kiemendeckel und der Schuppen, dafür sind aber andere Hautknochen meist stärker entwickelt. Ihr Schwanz ist außer bei wenigen altmesozoischen marinen Formen von fraglicher systematischer Zugehörigkeit, den diphycerken †*Belenorhynchidae*, typisch heterocerk. Von den rezenten Vertretern, den an den Küsten und in den Flüssen der Nordhemisphäre vorkommenden Stören, die mit einem

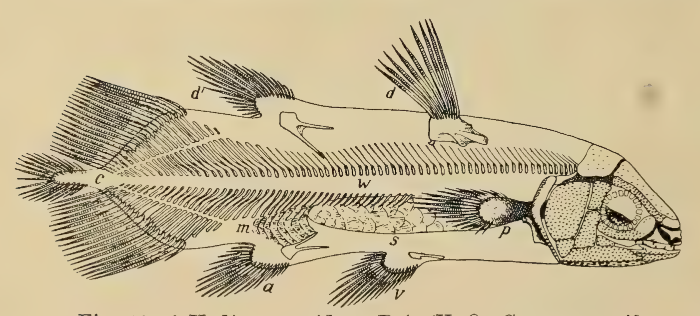


Fig. 40. † *Undina acutidens Reis* (U. O. *Crossopterygii*). Oberster Jura (Lithographischer Schiefer). Solnhofen in Franken (aus Reis 1892). Rekonstruktion des Skeletts $^1/_4$. *a* Afterflosse, *d*, *d'* zwei Rückenflossen, *p* Brustflosse, *v* Bauchflosse, alle Archipterygien ähnlich, *c* diphycerke Schwanzflosse, *s* verkalkte Schwimmblase, *m* versteinerte Muskeln, *w* unverknöcherte Wirbelkörper (Nacktwirbel).

Rostrum versehen sind, finden sich nur wenige fossile Reste ebenda im Tertiär und einige marine Verwandte im untern Jura und in der Trias. Aber in diesen beiden Formationen und viel formenreicher und weiter verbreitet im Perm bis zum Karbon und schon im Devon vertreten schließen sich ihnen, vor allem in der Flossenausbildung die †***Heterocerci*** an. Es sind meist marine, spindelförmige bis hohe und kurze Fische mit terminalem Mund und wohlausgebildeten Kopfhautknochen, Ganoidschuppenskelett und mit meist kleinen, spitzen Zähnen (†*Palaeoniscidae* usw. Fig. 18, S. 16).

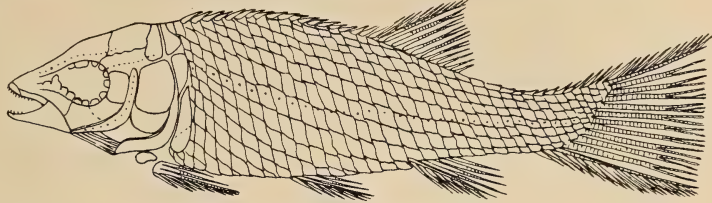


Fig. 41. †*Semionotus capensis A. Smith Woodw.* (U. O. *Lepidostei*, †*Stylodontidae*).
Trias, Süßwasserablagerungen (Stormberg-Schichten). Oranje Kolonie, Südafrika (aus Schellwien 1901). Rekonstruktion, 1/2. Vorderrand der Rücken- und Schwanzflosse durch *Fulcra* verstärkt, Seitenlinie durch Punkte angedeutet.

Die ***Lepidostei*** und ***Amioidei*** endlich zeigen in ihren Wirbeln fast nur bei den rezenten Vertretern eine vollständige Verknöcherung; ihre Schuppen sind öfters sehr dünn und bei den geologisch jüngeren Formen häufig ganz cykloidisch, auch zeigt ihr Schädel eine stärkere Verknöcherung und das Basalskelett ihrer Pterygien eine Reduktion gegenüber den vorigen Unterordnungen, und ihr Schwanz bietet alle Übergänge von Hetero- zur

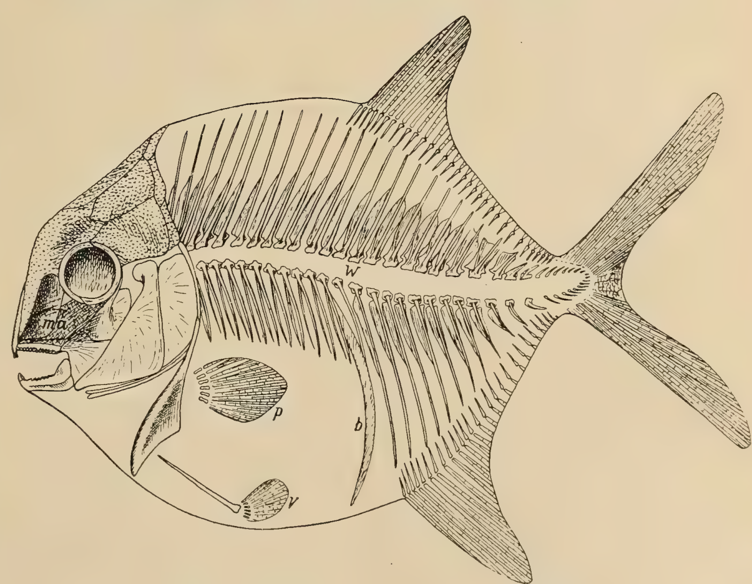


Fig. 42. †*Gyrodus hexagonus Blainv.* (U. O. *Lepidostei*, †*Pycnodontidae*).
Oberster Jura (Lithographische Schiefer). Solnhofen in Franken (aus Hennig 1906). Rekonstruktion des Skeletts, 1/4. *b* Bauchscheidewand, *ma* unbezahnte *Maxilla*, *p* Brustflosse, *v* Bauchflosse, *w* Nacktwirbel.

Homocerkie, so daß manche mesozoische Formen von primitivsten *Teleostei* kaum zu trennen sind. Die rezenten Vertreter der zwei Unterordnungen finden sich nur im Süßwasser Nord- und Centralamerikas, im Mittel- und Alttertiär aber auch in West- und Mitteleuropa. Im Mesozoikum schließen sich ihnen zahlreiche, größtenteils marine und weit verbreitete, ausgestorbene Gattungen in mehreren Familien (Fig. 41) an und ein *Lepidostier* schon im oberen marinen Perm Englands.

Außer gestreckten, oft mit langer Schnauze versehenen Formen kamen auch kurze, seitlich platte vor, von welchen die marinen †*Pycnodontidae* Erwähnung verdienen (Fig. 42 u. 43). Sie sind durch Nacktwirbel, schwache Ausbildung der rhombischen, am Vorderrand verdickten Schuppen, der Kiemendeckel und der vorgerückten Bauchflossen und durch Differenzierung des Gebisses in vordere Schneidezähne und mehrere Reihen hinterer Mahlzähne ausgezeichnet. Sie fraßen wahrscheinlich beschalte Tiere. Ihre oft stattlichen Angehörigen sind vom Eocän bis zur oberen Trias verbreitet. Ein ähnliches Gebiß hatten die in den mesozoischen Meeren anscheinend allgemein verbreiteten und nicht seltenen †*Lepidotidae*, mit rhombischen Ganoidschuppen versehene, mäßig gestreckte Lepidostier, die im Übrigen nicht so spezialisiert waren.

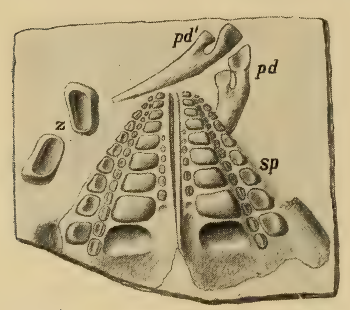


Fig. 43. † *Microdon notabilis Münster* (U. O. *Lepidostei*, † *Pycnodontidae*).

Oberster Jura (Lithographische Schiefer). Kehlheim in Bayern (aus Münster 1843, nach Orig. München pal. Samml. geändert). Beide Unterkieferhälften von oben, $^1/_1$. *pd* Linkes Dentale mit aufgewachsenen Schneidezähnen, *pd'* rechtes von unten, beide verlagert, *sp Splenialia* mit aufgewachsenen Mahlzähnen, hinterste *z* ausgefallen, von unten die Pulpahöhle zeigend.

3. Ordnung: Teleostei.

Die Knochenfische, die sich durch ein stark verknöchertes, sehr oft allerdings der Knochenkörperchen entbehrendes Skelett, u. a. durch amphicöle Wirbelkörper und durch den Besitz von Gräten, d. h. Verknöcherungen im intermuskulären Bindegewebe auszeichnen, besitzen Cykloid- oder Ctenoidschuppen, die selten rückgebildet oder durch Knochenplatten ersetzt sind. Von ihren Flossen, die oft feste Knochenstacheln enthalten, sind die paarigen stets Ichthyopterygien, und der Schwanz ist homocerk, selten diphycerk. An ihrem Schädel sind in der Regel die Augenhöhlen sehr groß, und das durch Knochen ersetzte *Palatoquadratum* ist wie bei den *Ganoidei* nie mit ihm verschmolzen. Ihr Unterkiefer besteht aus weniger Knochen als bei ihnen, und ihr Oberkiefer ist sehr häufig nicht bezahnt, während im übrigen meistens viele spitze, oft aber stark differenzierte Zähne vorhanden sind. Die

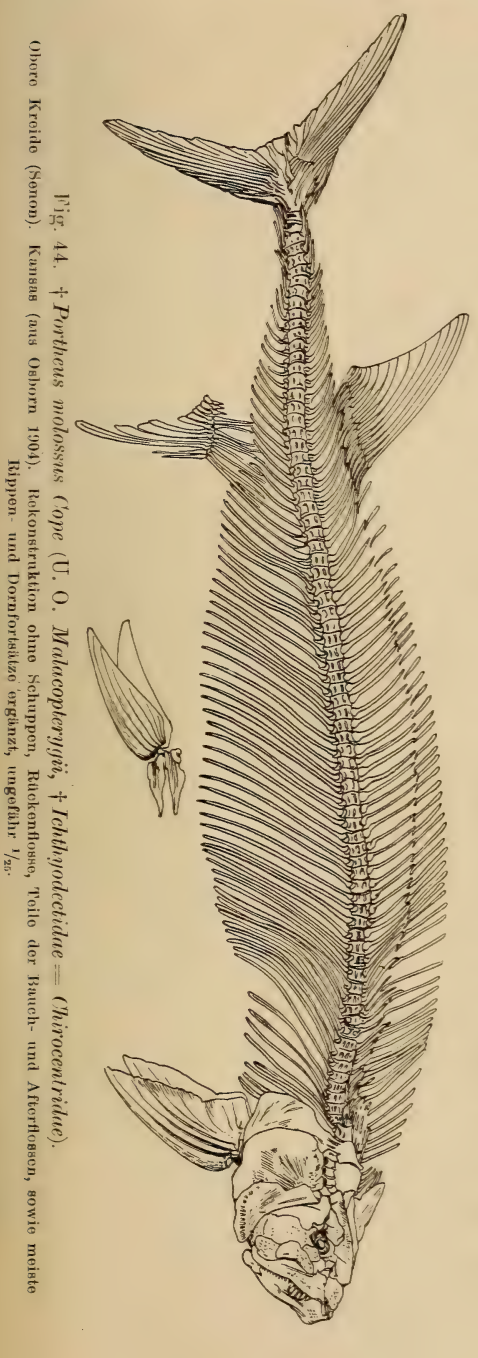


Fig. 44. † *Portheus molossus Cope* (U. O. *Malacopterygii*, † *Ichthyodectidae* = *Chirocentridae*). Obere Kreide (Senon). Kansas (aus Osborn 1904). Rekonstruktion ohne Schuppen, Rückenflosse, Teile der Bauch- und Afterflossen, sowie meiste Rippen- und Dornfortsätze ergänzt, ungefähr 1/25.

außerordentlich formenreiche, jetzt in Meer-, Süß- und Brackwasser allenthalben herrschende Ordnung läßt sich nach der Beschaffenheit des Brustgürtels, der Schwimmblase, des Haut- und Visceralskeletts und derLage der Bauchflossen in über ein Dutzend Unterordnungen teilen. Innerhalb dieser wird nach dem Verhalten der Flossenstrahlen und des Oberkiefers, weniger nach dem der Schuppen und Zähne eine große Zahl von Familien, die meistens auch in fossilen Vertretern bekannt sind, unterschieden.

Die niederen Knochenfische haben wie die *Ganoidei* einen von dem Darm ausgehenden Schwimmblasengang, bauchständige Bauchflossen und abgesehen von einem manchmal vorn an den Rücken- und Brustflossen vorhandenen Stachel keine Flossenstacheln. Auch besitzen sie vielfach noch wie jene in ihrem Skelett, manchmal auch noch in ihren cykloidischen Schuppen Knochenkörperchen. Wichtig ist von ihnen die **Unterordnung *Malacopterygii,*** weil dazu nicht nur die am wenigsten spezialisierten Formen gehören, wie z. B. die Heringe, *Clupeidae,* die bis in die untere Kreide zurückgehen, sondern auch die ältesten in Kreide und Jura verbreiteten Knochenfische, so die kleinen, sprottenähnlichen †*Leptolepidae* des Jura und der unteren Kreide, deren Schuppen noch eine dünne Ganoinschicht zeigen (Fig. 19, S. 16), und die *Elopidae,* die in

Manchem, z. B. im Besitz von Kehlplatten noch den *Ganoidei* nahe stehen und in der Kreidezeit reicher als später entwickelt waren. Auch die in der Kreide zu beiden Seiten des atlantischen Oceans und im Mittelmeergebiet verbreiteten und z. T. sehr stattlichen *Chirocentridae* (= † *Ichthyodectidae*, Fig. 44) sind erwähnenswert, weil jetzt nur noch eine Gattung im tropischen Gebiet des indopazifischen Oceans vorkommt.

Die ***Ostariophysi*** unterscheiden sich von all diesen durch Umbildung und Verwachsung der vordersten Wirbel und eine meist zahnlose *Maxilla*. Sie umfassen die jetzt häufigsten Süßwasserfische. Davon sind die *Cyprinidae*, die nur Schlundzähne besitzen, aus tertiären Süßwasserablagerungen der Nordkontinente bekannt und die *Siluridae*, die Welse, meist Bewohner schlammiger Tropenflüsse, schon in alttertiären Meer- und Süßwasserablagerungen der alten Welt und Nordamerikas differenziert vorhanden. Sie sind bald nackt, bald mit Hautknochenplatten versehen, die manchmal oberflächlich Dentinspitzchen tragen und ihnen eine äußerliche Ähnlichkeit mit gewissen paläozoischen † *Ostracodermi* (S. 39, Fig. 50) verleihen.

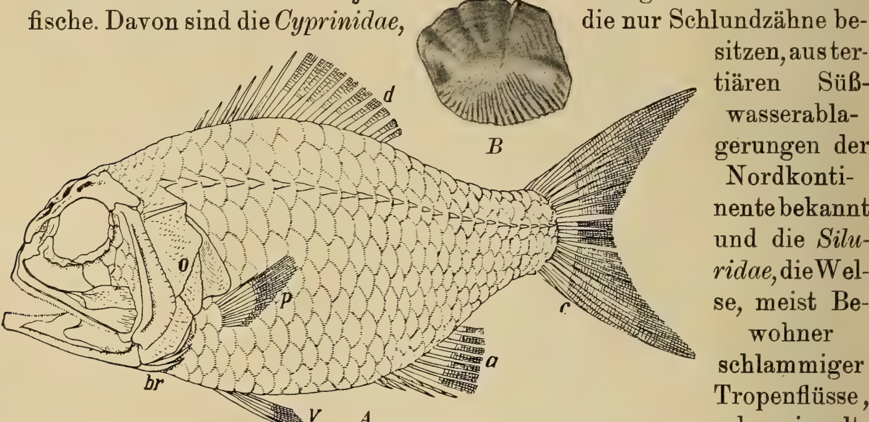


Fig. 45. † *Hoploteryx lewisiensis Mantell* (U. O. *Acanthopterygii*, Verwandter des jetzigen Tiefseefisches *Beryx*).
Obere Kreide (Schreibkreide). Kent in England (aus A. Smith Woodward 1902) *A* Restauration, 1/3. *B* Ctenoidschuppe einer andern Art. *a* Afterflosse, vorderer Teil mit Stacheln, *br* Kiemenhautstrahlen, *c* homocerke Schwanzflosse, *d* Rückenflosse, vorderer Teil mit Stacheln, *o* Kiemendeckel, *p* Brustflosse, *v* vorgerückte Bauchflosse.

Die ***Apodes*** endlich, die Aalartigen Formen, die sich durch Körperstreckung, Reduktion des Hautskeletts und der Bauchflossen sowie durch einen beinahe diphycerken Schwanz auszeichnen, besitzen schon in der oberen Kreide Vorläufer, die aber noch Bauchflossen haben.

Bei den höher differenzierten Unterordnungen, zu welchen einige vermitteln, ist der Schwimmblasengang gewöhnlich rückgebildet, die Bauchflossen sind oft ganz vorgerückt, was sonst bei Wirbeltieren nicht vorkommt, die Flossenstrahlen sind häufig stachelig und die Zähne, wie die sehr oft ctenoiden Schuppen und die Hautknochen nicht selten spe-

zialisiert. Auch sind die *Maxillae* in der Regel zahnlos und nehmen meistens an der Umgrenzung des Mundes nicht teil; es fehlen Knochenkörperchen nicht nur im Haut-, sondern allermeist auch im Innenskelett, und endlich weicht die Körperform öfters von der gewöhnlichen, spindelförmigen ab.

Die große Mehrzahl der jetzigen marinen Familien der Knochenfische, aber auch einige Süßwasserbewohnende gehören hierher. Sie haben vielfach im Tertiär, seltener in der oberen Kreide Angehörige, die in der Regel wenig von den lebenden Verwandten abweichen. Als besonders umfangreich und durch die *Berycidae* (Fig. 45) schon in der oberen Kreide vertreten ist die **Unterordnung *Acanthopterygii*** zu nennen, bei welcher fast stets Flossenstacheln und vorgerückte Bauchflossen sich finden. Das älteste Genus mit stacheliger Rückenflosse, †*Crossognathus* in der unteren Kreide Europas, gehört aber einer weniger spezialisierten Unterordnung an, wie schon seine nicht vorgerückten Bauchflossen zeigen.

Fig. 46. †*Coccosteus decipiens Ag.* (O. †*Arthrodira*, †*Coccosteidae*). Unterdevon (Old-Red Sandstein). Schottland (Orig. Münchener Sammlung und nach Agassiz 1840, Traquair 1890 und Jäkel 1902). Rekonstruktion, seitlich, unter 1/2. Die Schleimkanäle punktiert, vorn seitlich am Ventralpanzer kleiner Stachel, hinter jenem unter der Wirbelsäule paariger Knochen, vielleicht Becken, weiter hinten unpaare Platte (? Basis einer Afterflosse), oben Träger und Strahlen der Rückenflosse.

Pisces incertae sedis.

1. Ordnung: † Arthrodira.

Etwa ein Dutzend meist sehr unvollkommen bekannter Genera von Fischen im marinen und Süßwasserdevon Europas und Nordamerikas, die wenige dm bis mehrere m Länge erreichen, sind so eigenartig spezialisiert, daß ihre Stellung noch sehr strittig ist. Der dorsoventral, seltener seitlich etwas platte Schädel, an dem nur bei einer Form ein Parasphenoid beschrieben ist, der also wohl knorpelig war, ist seitlich und oben von einem festen Hautknochenpanzer umkleidet, der in der Regel gelenkig mit einem zweiten festen Hautknochenpanzer verbunden ist. Dieser umgibt allseitig den vordersten Teil des Rumpfes, während der übrige Körper nackt ist. Die zweiseitig symmetrisch angeordneten paarigen und unpaaren Knochenplatten, die sich nicht mit Sicherheit mit Hautknochen anderer Wirbeltiere homologisie-

ren lassen, enthalten zum Teil Schleimkanäle und sind außen gewöhnlich verziert. Es sind dem Zwischen-, Ober- und Unterkiefer funktionell entsprechende Hautknochen zwar vorhanden, und ihre Ränder sind in der Regel zugeschärft oder mit zahnartigen Zacken, selten mit breiten Kauflächen versehen, aber sie bestehen nur aus Knochen, und im Gegensatz zu allen *Teleostomi* scheint jeder Unterkieferast nur aus einem Stück, das in der Symphyse ganz locker mit dem gegenseitigen verbunden ist, zu bestehen. Von den übrigen Teilen ist nur bei dem unterdevonischen *Coccosteus* (Fig. 46) genaueres bekannt. Es sind verkalkte Bogen und Dornfortsätze der Wirbelsäule, die wohl diphycerk endet, Träger einer Rückenflosse, vorn unten am Rumpfpanzer jederseits ein stachelartiger, wohl unbeweglicher Hautknochen und hinter jenem ein Paar spatelförmige Knochen vorhanden, die meist als Becken gedeutet werden, aber im Gegensatz zu allen Fischbecken nicht in der Bauchwand liegen, sondern wie bei *Tetrapoda* mit der Wirbelsäule in Verbindung zu stehen scheinen.

Vor allem, weil keine normalen paarigen Extremitäten nachgewiesen sind und besonders der Ventralpanzer Ähnlichkeit mit dem der †*Antiarcha* zeigt, werden die †*Arthrodira* vielfach als †*Placodermi* mit den im Folgenden zu besprechenden †*Ostracodermi* zusammengefaßt, welche aber nichts ihren Kiefern vergleichbares besitzen. Hauptsächlich wegen des Gebisses sind mehrfach Beziehungen zu *Dipnoi*, ja sogar zu *Holocephali* vermutet worden, obwohl jene einerseits Dentinzähne und paarige Extremitäten, andererseits nichts dem Rumpfpanzer vergleichbares und letztere überhaupt keine Knochen besitzen. Nicht viel anders verhält es sich mit der neuerdings mehrfach vermuteten Verwandtschaft mit den †*Ptyctodontidae* (s. S. 25). Die Ähnlichkeiten dürften also nur auf Konvergenz infolge ähnlicher Lebensweise beruhen, indem die †*Arthrodira* wie Panzerwelse und †*Ostracodermata* am Grunde schlammiger Gewässer lebten und sich wie *Dipnoi* ernährten. Sie sind eine ausgestorbene Gruppe, bei der sich noch keine nähere Verwandtschaft mit andern bekannten Fischen erweisen läßt.

2. Ordnung: †Ostracodermi.

Noch fraglicher in ihrer Stellung sind Hautskelettreste, die sich im marinen Obersilur und Devon Europas, im Devon Nordamerikas und am häufigsten im Süßwasserdevon Europas finden, und die nach vollständigeren Resten, welche vor allem aus Schottland beschrieben sind, ganz seltsamen fischähnlichen Tieren von wenigen dm bis fast 1 m Länge angehören. Der ungefähr spindelförmige, gestreckte Körper ist vorn sehr oft verbreitert und dorsoventral abgeplattet und hier häufig mit

Platten gepanzert, die sich bestimmten Hautplatten anderer Wirbeltiere nicht mit Gewißheit homologisieren lassen. Der übrige, öfters auch der ganze Körper ist mit placoiden oder dachziegelartigen Schuppen bekleidet, und manchmal ist ein heterocerker Schwanz und eine, selten zwei Rückenflossen erhalten.

Hinter der Kopfregion befindet sich zwar mehrfach jederseits eine lappenartige Verbreiterung oder ein eigenartiger Anhang, von normalen paarigen Extremitäten ist aber ebensowenig wie von Zähnen oder normalen Kiefern die Rede, und von einem Innenskelett kennt man nur äußerst dürftige Spuren. Letzteres war eben unverkalkt und erstere Organe wahrscheinlich überhaupt nicht oder nur in rudimentärem Zustande vorhanden.

Hauptsächlich wegen letzteren Mangels können diese Formen nicht einfach den Fischen oder den †*Arthrodira* ein- oder angereiht werden, es bestehen aber auch keine positiven Anhaltspunkte, sie an andere Gruppen, etwa an die *Cyclostomata* als *Agnatha* (Kieferlose) anzuschließen. Nach Analogie mancher Gruppen höherer Fische, wo nahe Verwandte gepanzerter Formen nackt sind, hatten eben wahrscheinlich auch die nächsten Verwandten der †*Ostracodermi* nur ein sehr schwaches Hautskelett und sind dann bei dem Mangel eines verkalkten Innenskelettes kaum erhaltungsfähig. Das Fehlen von Knochenkörperchen bei einer Gruppe genügt nicht, sie an *Plagiostomi* anzuschließen, da ja auch bei *Teleostei* Knochenkörperchen sehr häufig im Hautskelett fehlen.

So unklar deshalb die Organisation und systematische Stellung dieser Tiere ist, so wenig ist auch noch gesichert, daß die verschiedenen Unterordnungen, welche man nach der Panzerstruktur, nach der Lage der als Augenhöhlen gedeuteten Öffnungen und der Ausbildung der paarigen Anhänge unterscheidet, wirklich zusammengehören.

Sieht man von einigen spindelförmigen, heterocerken Formen des schottischen und norwegischen Obersilurs ab, die keinen festen Panzer besitzen (†*Anaspida*), und die zu wenig bekannt sind, so kommt zunächst eine **Unterordnung †*Heterostraci*** in Betracht, deren Angehörige ein breites, niederes Vorderende mit kleinen, seitlichen Augenöffnungen haben. Bei einigen Genera des europäischen Obersilurs und Unterdevons ist der ganze Körper mit kleinen Placoidschuppen bekleidet, z. B. bei †*Thelodus* (Fig. 47), bei einer unterdevonischen Gattung aus der Eifel (†*Drepanaspis*) aber vorn mit einem Pflaster größerer und kleiner Hautplatten, hinten mit Dachziegelschuppen. Bei anderen Gattungen, die auch im Obersilur Europas und Nordamerikas vertreten sind, und deren Körperende, abgesehen von Ziegelschuppen, unbekannt ist, erweist sich das Vorderende allseitig von wenigen, im Alter wohl meist verschmolzenen Haut-

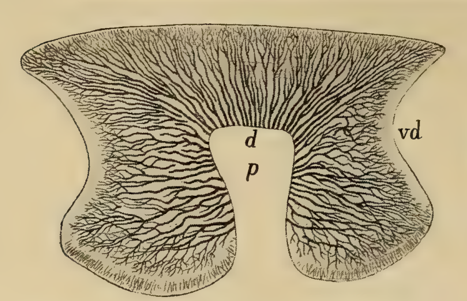


Fig. 47. †*Thelodus sp.* (O. †*Ostracodermi*, U. O. †*Heterostraci*).
Obersilur. Europa (aus Röse 1897). Placoidschuppe Vertikalschliff, $^{90}/_{1}$. *d* Dentin, *p* Pulpahöhle, *vd* Vitrodentin.



Fig. 49. †*Cyathaspis? Schmidti E. Geinitz* (U. O. †*Heterostraci*, †*Pteraspidae*).
Obersilur, Gotland (aus Lindström 1895). Querschliff durch die Randpartie des Dorsalschildes, $^{40}/_{1}$. *a* geschichtete Innenschicht, *b* Mittelschicht mit großen Zellen, *c* Außenschicht mit quergeschnittenen Längsleisten aus Dentin.

platten umkleidet, wovon die dorsale Platte Schleimkanäle und innen Abdrücke mehrerer Organe zeigt. Die Platten dieser †*Pteraspidae* (Fig. 48 und 49) besitzen unter einer wohl mit Schmelz bedeckten Dentinschicht eine spongiöse mit zelligen, vielleicht für Hautdrüsen bestimmten Hohlräumen und innen eine lamellöse Schicht ohne Knochenkörperchen.

Die wenigen ***†Aspidocephali*** des Devons von Europa und Kanada und des Obersilurs von Europa unterscheiden sich von den vorigen vor allem dadurch, daß die mittlere, unregelmäßig spongiöse und die innere, lamellöse Schicht ihrer Hautskeletteile reichlich Knochenkörperchen enthalten, und daß die vermutlichen Augenhöhlen nahe der dorsalen Mittellinie und zwar meistens in einem einheitlichen, dorsalen, gewölbten Kopfschild liegen. Dieser zeigt außerdem mediane und seitliche, in ihrer Bedeutung ganz strittige Öffnungen (Fig. 50) und ist bei †*Tremataspis* im Obersilur der Ostseeinsel Ösel mit Schleimkanälen ausgestattet und unten hinten geschlossen, unten vorn aber durch Plättchen ergänzt, die nur jederseits eine Lochreihe wohl für Kiemenöffnungen und vorn eine quere Mundspalte unbedeckt lassen (Fig. 51). Der Körper ist, soweit er bekannt ist, mit dachziegelartig sich deckenden, z. T. hohen Schuppen bekleidet, wodurch

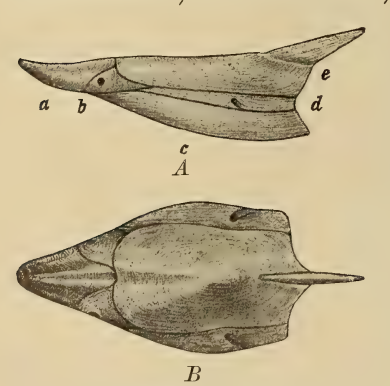


Fig. 48. †*Pteraspis rostrata Ag.* (U. O. †*Heterostraci*, †*Pteraspidae*).
Unterdevon. (Unterer Old-Red Sandstein). Schottland (kombiniert nach Lancaster 1868). Panzer des Körpervorderrandes rekonstruiert. *A* seitlich, *B* vorn oben, $^{1}/_{2}$. *a* Rostrum, *b* vordere Seitenplatte mit Augenöffnung, *c* große Ventralplatte, *d* hintere Seitenplatte mit Schlitz (? Kiemenöffnung), *e* große Dorsalplatte mit Stachel.

eine äußere Ähnlichkeit mit gewissen gepanzerten Welsen der Gegenwart zu Stande kommt, die wie diejenige des Kopfschildes mit dem *Cephalothorax* der *Xiphosura* (Bd. I, S. 306) und mancher †*Trilobitae* (Bd. I, S. 279) nur auf ähnlicher Lebensweise der Bewohner schlammigen Grundes beruhen dürfte.

Fig. 50. †*Cephalaspis Lyelli Ag.* (U. O. †*Aspidocephali*, †*Cephalaspidae*). Unterdevon (Unterer Old-Red Sandstein). Schottland (Orig. Münchner Sammlung und nach Lancaster 1870 und Goodrich 1909). Körper rekonstruiert, 12/3. Hinter dem Ende des einheitlichen Kopfschildes ein lappenförmiger Anhang schwach verkalkt, Schuppenformen nicht ganz sicher.



Fig. 51. †*Tremataspis Schmidti Schrenck* (U. O. †*Aspidocephali*, †*Tremataspidae*).
Oberstes Silur, Ösel, Rußland (aus Patten 1903). Rekonstruktion der Kopfregion von unten, wenig vergr. Vorn quere Spalte wohl Maul, dahinter Pflaster von Plättchen, die Reihe runder Öffnungen jederseits wahrscheinlich für Kiemen, dahinter einheitlicher mit dem Dorsalschild zusammenhängender Panzer.

Die †*Antiarcha* endlich sind bloß aus dem Mittel- und Oberdevon Europas und Nordamerikas und zwar fast nur aus der Old-Red-Sandsteinfacies bekannt. Die quere Mundspalte, die dorsalen Augenöffnungen und der selten nackte, meist mit Dachziegelschuppen bekleidete Rumpf, sowie der heterocerke Schwanz bieten zwar Vergleichspunkte mit den eben besprochenen Formen, Schädel und Vorderrumpf sind aber allseitig von je einem hochgewölbten, wie bei den †*Arthrodira* gelenkig verbundenen Panzer geschützt. Seine Platten sind wie bei jenen durch Schuppennähte fest vereinigt und zeigen z. T. Schleimkanäle, besitzen jedoch außer einer lamellösen äußeren und inneren Knochenschicht eine manchmal grobzellige, spongiöse Mittelschicht. Ganz merkwürdig ist ihr sogenanntes Ruderorgan, ein Anhang, der jederseits unten vorn am Rumpfpanzer in einem Sperrgelenk gelenkt, ein in der Horizontalebene schwach bewegliches Ellenbogengelenk hat und allseitig mit Knochenplatten gepanzert ist. Mit seinen manchmal stachelbesetzten Kanten und seinem spitzen Ende soll das Organ als Abwehrwaffe der wahrscheinlich trägen, grundbewohnenden Tiere gedient haben. Es ist aber in der Regel seitlich oder schräg nach hinten gerichtet erhalten (Fig. 52).

Geologische Verbreitung und Entwicklung der Fische.

In der Gegenwart sind die Haie, Rochen und besonders die Knochenfische in allen Meeren formen- und individuenreich verbreitet und letztere auch im Süßwasser. Die *Holocephali* sind zwar formenarm, aber im Meere weit verbreitet, die wenigen Genera und Arten der *Dipnoi* und *Ganoidei* jedoch finden sich fast nur im Süßwasser und zwar in mehr oder weniger beschränkten Gebieten.

Fossil findet man von dem schwach verkalkten Skelett der Haie, Rochen und Seekatzen in der Regel nur vereinzelte Zähne und Stacheln, die nur zu oft nicht sicher bestimmbar sind; Reste von Formen mit unverkalktem Innenskelett und winzigen Placoidschuppen und Zähnen werden natürlich nur ausnahmsweise erhalten und bemerkt. Auch die meisten fossilen Arten der anderen Fische sind nur auf dürftige Reste, häufig nur auf vereinzelte Zähne, Schuppen oder Otolithen begründet. Ganze Schichtreihen enthalten keine oder nur solche zerstreute Reste, die sich in manchen Schichten in erstaunlicher Zahl aufgehäuft finden (sogenannte Bonebeds), und nur in wenigen, meistens plattigen Gesteinen und Schiefern, seltener in festen Knollen in Mergeln gewisser Fundorte sind vollständige Skelette erhalten, öfters sogar mit teilweise versteinerten Weichteilen (s. S. 7, Fig. 2 im Band 1 und Fig. 40, S. 30). Zu dieser im allgemeinen ungenügenden Überlieferung kommt noch, daß außerhalb Europas und Nordamerikas bisher nur aus ganz wenigen Formationen zahlreiche, wohlerhaltene Fischreste bekannt sind, und daß in Kreide und Jura nur sehr selten Süßwasserfische gefunden wurden. Die Wissenslücken sind daher in dieser Klasse noch sehr große, unsere Kenntnis ist noch vielfach vom Zufall abhängig, die Stammesgeschichte läßt sich nur teilweise und ungenügend klären, und tiergeographische oder vergleichend anatomische Studien sind nur ausnahmsweise möglich.

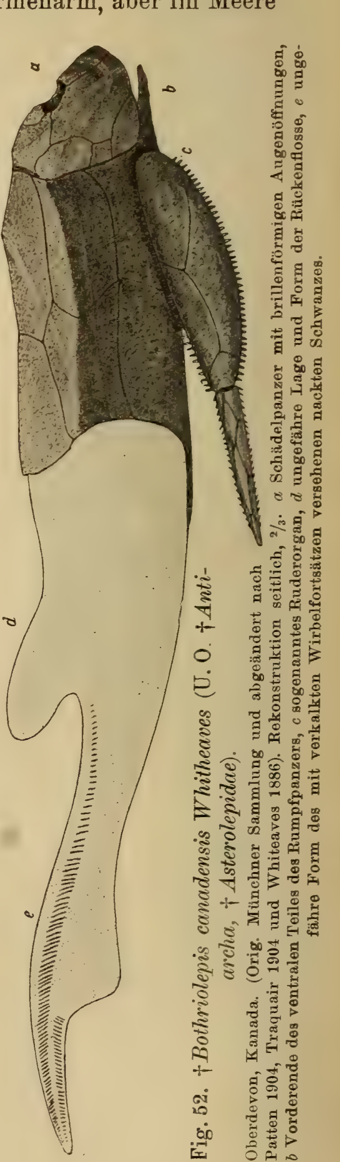


Fig. 52. †*Bothriolepis canadensis* Whitheaves (U. O. †*Antiarcha*, †*Asterolepidae*).
Oberdevon, Kanada. (Orig. Münchner Sammlung und abgeändert nach Patten 1904, Traquair 1904 und Whiteaves 1886). Rekonstruktion seitlich, $^2/_3$. *a* Schädelpanzer mit brillenförmigen Augenöffnungen, *b* Vorderende des ventralen Teiles des Rumpfpanzers, *c* sogenanntes Ruderorgan, *d* ungefähre Lage und Form der Rückenflosse, *e* ungefähre Form des mit verkalkten Wirbelfortsätzen versehenen nackten Schwanzes.

Bis zum Jungtertiär zurück sind größere Unterschiede von der Gegenwart nicht nachzuweisen, doch herrschen in ihm ausgestorbene Arten, und es lassen sich jetzt schon einige Verschiedenheiten in der geographischen Verbreitung mancher Genera gegenüber der gegenwärtigen feststellen. Im Alttertiär aber findet man nicht nur eine ziemliche Anzahl ausgestorbener Genera, sondern auch stärkere, tiergeographische Verschiebungen, da z. B. in westeuropäischen Meeresbecken viele jetzt tropische Formen lebten. Vor allem aber waren die Ganoidfische etwas reichlicher vertreten als gegenwärtig. Es lebten nämlich die Süßwasserformen Nordamerikas auch in Europa, und im Meere waren die letzten †*Pycnodonti* nicht allzu selten. Unter den Haien traten statt der jetzt herrschenden *Carchariidae* die *Lamnidae* stark hervor, während unter den Rochen die *Myliobatidae* und *Pristidae* formenreicher als jetzt waren.

In den Kreidemeeren spielten *Lamnidae*- und *Cestracion*-artige Haie sowie †*Ptychodus* (Fig. 27, S. 20) eine größere Rolle, die *Holocephali* waren reicher entwickelt als jetzt und besonders in der unteren Kreide *Amioidei, Lepidostei,* sowie auch einige *Crossopterygii* und ein jüngster Vertreter der †*Heterocerci.* In der oberen Kreide finden sich noch ziemlich viele moderne Hai- und Knochenfischgenera und -familien, darunter bemerkenswerterweise manche Verwandte jetziger Tiefseebewohner (Fig. 45, S. 34), in der unteren aber treten von Knochenfischen nur die primitivsten, die *Malacopterygii,* stark hervor, von welchen einige kleine (Fig. 19, S. 16) schon im Jura nicht selten sind.

Hier kommen neben ihnen auch die ältesten, genügend bekannten Vertreter der Rochen, Seekatzen (Fig. 32 und 33, S. 25) und modernen Haie (Fig. 25, S. 19) vor, und es herrschen die Ganoidfische, von welchen die ältesten *Chondrostei* und die jüngsten unscheinbaren †*Heterocerci* in Europa nachgewiesen sind. Die ältesten, hier als Seltenheit gefundenen Otolithen gehören wohl zu Ganoidfischen. In der Trias sind auffällig wenig Reste von *Elasmobranchii* bekannt, denn nur vereinzelte Zähne von †*Hybodontidae* sind in Binnenmeerablagerungen nicht allzu selten; im Meer und Süßwasser spielen allgemein die *Lepidostei* die Hauptrolle (Fig. 41, S. 31). Erwähnenswert ist auch die weite Verbreitung des Lungenfisches †*Ceratodus* (Fig. 36, S. 26).

Vielleicht vor allem, weil wir permische Fischreste fast nur aus Binnenmeer- und Süßwasserablagerungen kennen, erscheint die Fauna des Paläozoikums recht fremdartig gegenüber der mesozoischen. Es herrschen im Perm die †*Heterocerci* und †*Dipnoi* und in Europa die jüngsten †*Acanthodi*; daneben finden sich *Crossopterygii*, sowie ein ältester *Lepidostier* und die jüngsten Vertreter eigentümlicher, paläozoischer Haifischgruppen, z. B. †*Petalodontidae* (Fig. 28, S. 21) und im Süßwasser †*Ichthyotomi* (Fig. 12, S. 9).



Fig. 53.
† *Holoptychius Flemingi Ag.* (U. O. *Crossopterygii*). Oberdevon (Old-Red) Schottland (aus Traquair 1896). Rekonstruktion, 1/8.

Auch im Karbon sind neben den herrschenden †*Heterocerci Crossopterygii* und *Dipnoi* verbreitet, im marinen, besonders unteren Karbon aber außer †*Acanthodi* und †*Proselachii* sehr viele Zähne und Stacheln unsicherer †*Plagiostomi* (Fig. 29, S. 22). Im Devon dagegen, wo man außerhalb Europas und Nordamerikas fast noch keine Fischreste fand, sind *Crossopterygii* (Fig. 53), *Dipnoi* (Fig. 37, S. 28 und Fig. 227, S. 276) und †*Acanthodi* (Fig. 31, S. 24) besonders formenreich, daneben finden sich die Zähne der fraglichen †*Ptyctodontidae*, wenige †*Cladoselachii* (Fig. 30, S. 22) und †*Heterocerci*, aber in ziemlicher Gestaltenfülle die merkwürdigen †*Arthrodira* (Fig. 46, S. 35) und †*Ostracodermi* (Fig. 48, S. 38, Fig. 50, S. 39 und Fig. 52, S. 40) vor allem in der Old-Red-Sandsteinfacies, aber auch in marinen Schichten. Letztere treten neben zerstreuten Stacheln und Zähnchen von unsicheren *Elasmobranchii* im europäischen Obersilur schon in mehreren Gruppen auf (Fig. 47, 49, S. 38 und Fig. 51, S. 39). Im Untersilur sind aber nur bei Petersburg winzige konische Zahnkronen aus einfachem Dentin (Fig. 3, S. 3) und in Nordamerika kleine Bruchstücke gefunden worden, teils mit Knochenkörperchen, teils mit einer Struktur, die derjenigen der in ihrer Zugehörigkeit fraglichen †*Psammosteus*-Hautplatten des europäischen Devons oder der von Schuppen der devonischen *Crossopterygii* gleicht. Es sind also nicht näher bestimmbare Reste, die nur ein hohes Alter der Wirbeltiere bezeugen, aber keinen Aufschluß über deren Abstammung oder auch nur über die der Fische geben.

Die meisten Fischarten und viele Genera sind wohl nur ziemlich kurzlebig, doch sind manche Formen auffällig konstant. So geht von *Plagiostomi Notidanus*, *Squatina* und *Rhinobatus* bis in den Jura und von den Lungenfischen *Epiceratodus* wenig verändert als †*Ceratodus* bis in die untere Trias zurück; die †*Coelacanthidae*, eine

Familie dünnschuppiger, mariner *Crossopterygii* (Fig. 40, S. 30), ist von der oberen Kreide bis in das Oberdevon zu verfolgen und fast ebensoweit vielleicht auch die der †*Hybodontidae* (Fig. 2, S. 3), die †*Palaeoniscidae* (Fig. 18, S. 16) endlich als wichtigste Vertreter der †*Heterocerci* von der untersten Kreide bis in das Unterdevon.

Nach den obigen Ausführungen über die Erhaltung von Resten der *Elasmobranchii* ist es selbstverständlich, daß von einem Stammbaum keine Rede ist. Gesichert erscheint nur, daß die moderneren Formen erst vom Jura an hervortreten, daß die Rochen ein jüngerer Zweig der Ordnung sind, und daß unter den Haien die *Notidanidae* und *Chlamydoselachus* in ihrem Skelett, die *Cestracionidae* in ihrem Gebiß (Fig. 26, S. 19) die altertümlichsten Formen sind, haben ja doch z. B. die ältesten jurassischen *Notidanidae* ziemlich *Cestracioniden* ähnliche Zähne (Fig. 25, S. 19) und die ältesten Haie und die †*Proselachii* (Fig. 12, S. 9) *Chlamydoselachus* ähnliche Schädel. Haie mit spitzen, schlanken Zähnen und zweiteiliger Wurzel und solche mit einer einfachen Zahnpulpahöhle, wie sie jetzt herrschen, dürften sich von solchen mit stumpferen, auf einem breiten Sockel sitzenden Zahnkronen und mit Zähnen aus Trabekulardentin ableiten lassen, denn sie werden erst vom Jura an häufiger, von wo an auch erst die Verkalkung der Wirbelkörper beginnt.[1]) Im Paläozoikum scheinen Haie mit einer anderen Art des Zahnwechsels, mit großen Zähnen und vielfach mit Stacheln eine wichtige Rolle gespielt zu haben; darunter befanden sich auch solche mit rochenartiger Körperform (Fig. 28, S. 21), aber alle diese dürften kaum als Ahnen der jetzigen Haie und Rochen in Betracht kommen. Auch ist noch unbewiesen, ob die †*Proselachii* als solche anzusehen sind. Bei diesen dürften sich die †*Ichthyotomi* unter Reduktion des Hautskelettes, stärkerer Verkalkung des Innenskelettes und unter sekundärer Ausbildung von typischen Archipterygien, sowie eines diphycerken Schwanzes aus den †*Cladoselachii* entwickelt haben. Ganz unklar ist auch die Ableitung der *Holocephali*, von welchen nicht einmal gesichert ist, ob sie schon vor dem Jura vorhanden waren. Ebenso treten die †*Acanthodi* schon im Devon, ja wahrscheinlich schon im Obersilur, bei manchen Ähnlichkeiten mit Ganoidfischen eigenartig spezialisiert auf, um unter noch höherer Spezialisierung des Kieferapparates, Rückbildung von Zähnen und von manchen Hautstacheln ohne Nachkommen im europäischen Perm zu erlöschen.

Die *Teleostomi* sind schon wegen der mangelhaften Erhaltung prädevonischer Fischreste nicht von niederen Formen abzuleiten, denn man

---

1) Im marinen Oberdevon von Belgien und von Iowa sind als große Seltenheit die ältesten, amphicölen Wirbelkörper von unbekannter Zugehörigkeit gefunden worden.

kennt die ältesten, guten Reste von *Dipnoi*, *Crossopterygii* mit Rhombenschuppen und mit rundlichen Ziegelschuppen und wenige † *Palaeoniscidae* aus ziemlich gleichaltrigen Devonschichten. Immerhin ist bemerkenswert, daß sie alle ein kaum verknöchertes Innenskelett und ein starkes Hautskelett, das mit Dentin und Ganoin bedeckt ist, besitzen, und daß ihre Weichteile vermutlich noch manche Ähnlichkeit mit denen der *Elasmobranchii* hatten. Es läßt sich auch wahrscheinlich machen, daß *Crossopterygii* mit rhombischen Schuppen primitiver waren als solche mit rundlichen Ziegelschuppen, die bei den jüngeren marinen Formen ganz dünn sind. Bei der auffälligen Ähnlichkeit der ältesten *Dipnoi* mit ihnen (Fig. 37, S. 28 und Fig. 53, S. 42) erscheint deren Ableitung und damit die sekundäre Ausbildung von großen Zahnplatten und von Autostylie ebenfalls als sehr gut möglich. Innerhalb der *Dipnoi* läßt sich dann zeigen, wie allmählich das Hautskelett rückgebildet wird, der Körper sich streckt und Rücken-, After- und heterocerke Schwanzflosse zu einem diphycerken Schwanze verschmelzen (Fig. 227, S. 276), wie † *Ceratodus* in der Jurazeit noch ziemlich universell verbreitet, in der oberen Kreide nur noch in Afrika und Südamerika nachzuweisen ist und *Epiceratodus* im Quartär auf zwei Flüsse in Queensland beschränkt wird.

Bei den übrigen *Teleostomi* lassen sich die † *Palaeoniscidae* (Fig. 18, S. 16) gut als Ahnen annehmen. Bei ihnen kann man mehrfach Formen mit rundlichen Schuppen finden, z. B. einen ihrer letzten jurassischen Vertreter, und nicht nur jungpaläozoische † *Heterocerci* mit kurzem, hohen Körper, sondern auch unter Reduktion des Hautskelettes und des Gebisses die im Jura auftretenden Störe von ihnen ableiten. Der älteste permische *Lepidostier* steht ihnen allerdings noch unvermittelt gegenüber, innerhalb dieser Gruppe läßt sich aber im Mesozoikum eine allmähliche Umbildung der rhombischen Ganoidschuppen unter Reduktion von Dentin und Ganoin in rundliche Ziegelschuppen und eine allmähliche Verknöcherung der Wirbelkörper und damit die Ableitung der *Amioidei* von ihnen verfolgen, ebenso auch ihr Rückgang in der Kreide und die endgültige Einschränkung ihrer geographischen Verbreitung auf Nordamerika. Manche in Trias und Jura verbreitete Formen († *Pholidophoridae*) erscheinen dann mit den ältesten *Malacopterygii* (Fig. 19, S. 16) unter Rückbildung der Ganoidschuppen und starker Verknöcherung des Innenskeletts so eng verbunden, daß deren Abstammung von solchen Ganoidfischen ziemlich gesichert erscheint. Es sind auch schon mehrfach Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß die meisten höheren Knochenfische sich in der Kreidezeit aus diesen *Malacopterygii* entwickelten. Jedenfalls treten spezialisiertere Vertreter der *Teleostei* erst in der oberen Kreide und im Tertiär, also am spätesten auf.

Innerhalb der †*Arthrodira* läßt sich speziell in Nordamerika zwar schon eine gewisse Entwicklung nachweisen, vor allem in der Körpergröße, die im Oberdevon zu den größten aus der Formation bekannten Wirbeltieren führt, aber wie auf S. 36 ausgeführt, läßt sich ein Anschluß an andere Wirbeltiergruppen noch nicht sicher begründen.

Bei den †*Ostracodermi* führen die nur mit Placoidschüppchen bekleideten Formen (Fig. 47, S. 38) zwar zu †*Elasmobranchii* hin, und man kann theoretisch morphologische Übergänge durch Verschmelzung solcher Schüppchen zu Platten oder besser durch Verwachsung mit verkalkten oder verknöcherten Platten des Hautbindegewebes finden, der Mangel typischer, paariger Extremitäten, Kiefer und Zähne läßt aber all diese Formen echten Fischen noch scharf getrennt gegenüberstehen, während andererseits ihre Hautskelettgebilde sie nicht den *Cyclostomata* anreihen lassen. Sie müssen deshalb einstweilen als eine isolierte Gruppe niederer Wirbeltiere angesehen werden, die in vielem ganz eigenartig spezialisiert sind, und innerhalb deren sich eine Stammesentwicklung noch kaum feststellen läßt.

Wenn schon vieles noch ungeklärt oder ungenügend gesichert erscheint, lassen sich doch in der Gesamtentwicklung der Fische manche allgemeine Gesetzmäßigkeiten erkennen. Es werden z. B. mehrere Gruppen, die an Formen- und Individuenzahl sowie in der geographischen Verbreitung zurückgehen, auf das Süßwasser beschränkt wie die †*Ichthyotomi, Dipnoi* und *Ganoidei*, und damit steht im Einklang, daß die niederer organisierten Knochenfische des Känozoikums im Süßwasser reichlicher vertreten sind als die höheren. Andererseits scheinen mehrere zur Kreidezeit im marinen Seichtwasser verbreitete Fischgruppen in die Tiefsee verdrängt worden zu sein. Ferner spielen im Paläozoikum Formen, die als Bodenbewohner oder doch als mäßige Schwimmer zu bezeichnen sind, eine beherrschende Rolle, alle haben ein starkes Hautskelett, mit Schmelz oder Ganoin bedeckte Dentingebilde sind sehr entwickelt, eine Verkalkung des Innenskelettes ist selten, noch mehr dessen Verknöcherung, und speziell feste Wirbelkörper finden sich fast niemals. Sowohl bei *Elasmobranchii* als bei mehreren Gruppen der *Teleostomi* läßt sich dann eine allmähliche Rückbildung des Hautskelettes und eine gleichzeitige Verfestigung des Innenskelettes feststellen, was beides vielfach mit der Erwerbung besserer Schwimmfähigkeit in Zusammenhang stehen dürfte. Hautskelettgebilde erscheinen also als älter und primitiver als verkalkte oder verknöcherte Knorpel. Dagegen besteht noch kein sicherer Beweis für die Herausbildung großer Platten und Zähne durch Verschmelzen von kleinen Placoidgebilden, wahrscheinlich nur, weil eben letztere zu selten gefunden werden. Sehr bemerkenswert ist dabei, daß

die älteren Hautskelettgebilde besonders häufig eine sehr komplizierte Struktur zeigen, deren allmähliche Vereinfachung bei der Reduktion sich öfters verfolgen läßt (Fig. 39, S. 30 und Fig. 49, S 38).

Mehrfach läßt sich eine Beschränkung und damit auch eine größere Konstanz der Zahl von Skelettelementen, z. B. von Zähnen, Flossenstrahlen und Wirbeln, bei geologisch jüngeren Formen beobachten, auch treten Stacheln in den Flossen und an den Schuppen und die kompliziertesten Zahn- und Gebißformen, wenigstens bei *Teleostomi*, abgesehen von den Zahnplatten der *Dipnoi*, erst spät auf.

Was die Flossenausbildung anlangt, so haben die meisten devonischen und anscheinend auch obersilurischen Formen, vielleicht als ursprüngliche Grundbewohner, eine ausgesprochen heterocerke Schwanzflosse und nur wenige *Crossopterygii* und wohl auch †*Arthrodira* (Fig. 46, S. 35) eine halb oder ganz diphycerke, und mehrfach läßt sich eine sekundäre Herausbildung der Diphycerkie wahrscheinlich machen, da mehrere Fischgruppen zur endlichen Erlangung einer Aalform neigen, wie die †*Proselachii* (Fig. 12, S. 9), *Dipnoi* (Fig. 227, S. 276) und manche Knochenfische. Ferner läßt sich im Mesozoikum vielfach eine allmähliche Rückbildung des Endes der Wirbelsäule und damit eine Umwandlung der heterocerken in die homocerke Schwanzflosse beobachten; es scheint also die heterocerke Flosse in der Regel, wenn nicht stets, der Vorläufer der jetzigen Schwanzflossenformen zu sein.

Was die viel umstrittene Frage der Umbildung der paarigen Extremitäten anlangt, so ist nirgends ein Übergang zwischen einer Flossenform zu dem fünfzehigen Gehfuß beobachtet worden. Man kann ferner zwar manche obersilurische †*Ostracodermi*, wie z. B. †*Thelodus* und die †*Acanthodi*, deren Devonformen je eine Stachelreihe zwischen Brust- und Bauchflossen haben (Fig. 31, S. 23), als Beweise für die Theorie anführen, daß die paarigen Flossen aus einer seitlichen Längsfalte entstanden seien (Lateralfaltentheorie), nicht aber die geologisch so spät auftretenden Rochen.

Einstweilen spricht das fossile Material mehr für die Gegentheorie, daß das Archipterygium die ursprüngliche Form sei, denn im Devon herrschen Fische mit solchen Flossen, die *Crossopterygii* (Fig. 54 und 53, S. 42), *Dipnoi* (Fig. 37, S. 28) und †*Proselachii* (Fig. 30, S. 22), vor, und von den †*Palaeoniscidae* an läßt sich bei den verwandten *Ganoidei* und *Teleostei* eine Reduktion der Basis wie der Strahlen der paarigen Flossen beobachten. Aber schon im Devon treten †*Palaeoniscidae* mit gewöhnlichen Ichthyopterygien auf (Fig. 18, S. 16), und die bei dieser Theorie verlangte ursprüngliche Lage der Bauchflossen nahe hinter den Brustflossen findet sich nicht, vielmehr läßt sich erst bei so spezialisierten Formen

wie den mesozoischen †*Pycnodonti* (Fig. 42, S. 31) und in der Kreide bei höheren Knochenfischen (Fig. 45, S. 34) eine Verlagerung der Bauchflossen nach vorn feststellen. Dabei ist übrigens zu erwähnen, daß die Bauchflossen in mehreren Gruppen bei geologisch jüngeren Fischformen recht schwach werden, während die Brustflossen öfters, so bei Rochen, †*Janassa* (Fig. 28, S. 21), †*Holocephali* und fliegenden Fischen, die schon unter den triassischen Lepidostiern auftreten, sehr groß sind. Es erweisen sich also die hinteren paarigen Gliedmaßen der Fische als weniger wichtig als die vorderen.

Jedenfalls ist bei der Lösung der erörterten Fragen zu erwägen, daß die devonische Fischfauna nachweisbar nicht die älteste und gewiß eine schon stark differenzierte ist.

Fig. 54. †*Eustheneopteron Foordi Wit.* (U. O. *Crossopterygii*).
Oberdevon, Scaumenac Bai, Kanada (aus Woodward 1898 und Goodrich 1901). Skelett der rechten Brust- u. Bauchflosse, $^1/_2$. *a* Basalknorpel, *b* Beckenknorpel, *c 1 2 3* drei Achsenglieder, *d* präachsiale Radien, *e* postachsialer Radius nur an der Brustflosse, *f* Flossenhautstrahlen.

Diagnosen.

1. Klasse: ***Cyclostomata.*** Kiemenatmende Wasserbewohner mit Knorpelskelett ohne Hautskelett, paarige Gliedmaßen, Kiefer und echte Zähne. Rezent, ein fragliches Genus im Unterdevon.
2. Klasse: ***Pisces.*** Kiemenatmende Wasserbewohner mit knorpeligem oder knöchernem Skelett, mit meist bezahnten Kiefern und verkalkten Schuppen. Wirbelsäule ohne Hals- und Kreuzbeinregion, Wirbelkörper gewöhnlich amphicöl; mit Skelett versehene paarige und vertikale unpaare Flossen dienen zum Schwimmen. Rezent bis Obersilur (? Untersilur).

1. Unterklasse: ***Elasmobranchii.*** Gestreckte, öfters dorsoventral platte Fische mit knorpeligem, häufig verkalkten Innen- und mit dentinösem Hautskelett. *Palatoquadratum* und *Mandibulare* dienen als Kiefer, dahinter sind meist fünf unbedeckte Kiemenspalten vorhanden; die Flossenstrahlen sind hornig und der Schwanz in der Regel heterocerk. Allermeist marin, rezent bis Obersilur.
   1. Ordnung: ***Plagiostomi.*** Spindelförmige oder dorsoventral abgeplattete Meeresbewohner. Schädel meist mit Rostrum, Revolvergebiß, Wirbelkörper oft verkalkt. Ichthyopterygien, Schwanz meist heterocerk, öfters schwach. Rezent bis Karbon.
   2. Ordnung: **†*Proselachii.*** Spindelförmige, heterocerke oder diphycerke Bewohner von Meer- und Süßwasser mit Archipterygien. Innenskelett bis auf Wirbelkörper oft verkalkt, Hautskelett meist schwach, Zähne zahlreich, mehrspitzig. Perm bis Mitteldevon, in Trias fraglich.
   3. Ordnung: **†*Acanthodii.*** Gestreckte, kleine Fische mit wenig verkalktem

Innen- und sehr starkem Hautskelett. Spitze Zähne meist sehr schwach entwickelt, vor allen Flossen außer vor der heterocerken Schwanzflosse Dentinstacheln, paarige Flossen wahrscheinlich Ichthyopterygien. Perm bis Devon (? Obersilur).

4. Ordnung: ***Holocephali.*** Marine, gestreckte Fische mit wenig verkalktem Innen- und reduziertem Hautskelett. Schädel mit Rostrum, *Palatoquadratum* mit ihm verschmolzen im Gegensatz zu Ordnung 1—3, wenige Zahnplatten vorhanden, nur eine äußere Kiemenspalte. Ichthyopterygien; Schwanz heterocerk. Rezent bis unterer Jura, sehr fraglich im Oberdevon.

2. Unterklasse: ***Teleostomi.*** Mit Knochen im Haut- und Innenskelett, Kammkiemen durch knöcherne Kiemendeckel geschützt, zahlreiche Kopfknochen und in der Regel flache Schuppen und viele auf Knochen aufgewachsene Zähne, sowie Kieferknochen vorhanden, meistens auch eine Schwimmblase und Otolithen. Rezent bis Mitteldevon.

1. Ordnung: ***Dipnoi.*** Gestreckte, mit Nasengängen versehene Süßwasserbewohner, Innenskelett in der Hauptsache knorpelig, *Palatoquadratum* mit dem Schädel verschmolzen, keine Oberkiefer, wenige große Zahnplatten mit Kanten vorhanden. Rundliche Ganoid- bis Cykloidschuppen, Archipterygien und hetero- bis diphycerker Schwanz. Rezent bis Mitteldevon.

2. Ordnung: ***Ganoidei.*** Gestreckte oder seitlich platte und kurze Meeres- und Süßwasserbewohner. Innenskelett wenig bis stark verknöchert, Ganoidschuppen oder Hautknochen, meist Oberkiefer und viele Zähne vorhanden. Mit Ichthyo-, selten mit Archipterygien und diphycerkem, heterocerkem bis äußerlich homocerkem Schwanz. Rezent bis Mitteldevon.

3. Ordnung: ***Teleostei.*** Vielgestaltige, meist gestreckte oder seitlich platte Meeres- und Süßwasserbewohner. Innenskelett, besonders Wirbel wohl verknöchert, Kieferknochen stets vorhanden. Gebiß sehr vielgestaltig, allermeist mit Cykloid- oder Ctenoidschuppen, mit Ichthyopterygien (hintere oft vorgerückt) und homocerkem Schwanz. Flossenstrahlen knöchern. Sehr oft ohne Knochenkörperchen. Rezent bis Jura.

Anhang.

1. Ordnung: ***†Arthrodira.*** Gestreckte, fischartige Tiere mit nacktem, diphycerkem Körperhinterteil. Rumpfvorderteil und Schädel mit Hautknochenpanzer umgeben. Nacktwirbel und eine Rückenflosse, aber keine paarigen Flossen nachgewiesen und keine Dentinzähne, nur zahnartige Kieferknochenränder. Devon Europas und Nordamerikas.

2. Ordnung: ***†Ostracodermi.*** Vorn oft verbreiterte, fischähnliche Wasserbewohner ohne typische paarige Wirbeltierextremitäten, Kiefer und Zähne. Innenskelett kaum bekannt, Hautskelett selten nur Placoidschuppen, meistens vorn Hautplatten, hinten Dachziegelschuppen. Manchmal eine Rückenflosse und ein heterocerker Schwanz, sowie öfters ein Paar eigenartiger Anhänge erhalten. Obersilur und Devon Europas und Nordamerikas.

Neuere Literatur.

Cyclostomata.

Sollas: An account of the devonian fish, Palaeospondylus Gunni Traquair. Philos. Trans. R. Soc., Ser. B., Vol. 196, London 1904.

Pisces.

Allgemeines.

Goodrich: The scales of fish, living and extinct, and their importance in classification. Proc. Zool. Soc. 1907, London 1908.

Hussakof: Fishes, Catalogue of the types and figured specimens of the fossil Vertebrates in the Amer. Mus. of Natur. History. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., Vol. 25, New York 1908.

Traquair: The bearings of fossil Ichthyology on the problem of evolution. Geol. Magaz., Dec. 4, Vol. 7, London 1900.

Woodward, A. Smith: Catalogue of the fossil fishes in the British Museum I—IV, London 1889—1901.

Faunen.

Tertiär und Mesozoikum.

Priem: Etude des poissons fossiles du bassin parisien (und Supplement), Paris 1908 und 1910.

Tertiär und obere Kreide.

Eastman: Fishes from the upper Eocene of Monte Bolca. Mem. Carnegie Museum, Vol. 4, Pittsburgh 1911.

Hay: On a collection of upper cretaceus fishes from Mount Lebanon, Syria. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., Vol. 19, New York 1903.

Leriche: Contributions à l'étude des poissons fossiles du Nord de la France et des regions voisines. Mém. Soc. géol. du Nord, T. 5, Lille 1906.

Leriche: Les poissons oligocènes de la Belgique. Mem. Mus. R. d'hist. natur., T. 5, Bruxelles 1910.

Stromer: Die Fischreste des mittleren und oberen Eocäns von Ägypten. Beitr Pal. u. Geol. Österr. usw., Bd. 18, Wien 1905.

Woodward, A. Smith: The fossil fishes of the english Chalk [Teleostomi]. Palaeontogr. Soc. Vol. 56, 57, 61, 62ff. London 1902, 1903, 1907, 1908, 1909 usw.

Trias.

Alessandri: Studii sui pesci triasici della Lombardia. Mem. Soc. ital. sci., natur., Vol. 7, Pisa 1910.

Perm.

Hussakof: The permian fishes of North America. Carnegie Instit., Washington 1911.

Woodward, A. Smith: The fossil fishes of the Hawkesbury series at St. Peters. Mem. Geol. Survey N. S. Wales, Nr. 10, Melbourne 1908.

Karbon.

Eastman: Carboniferous fishes from the central Western states. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Vol. 39, Cambridge Mass. 1903.

Fritsch, A.: siehe S. 14!

Devon.

Eastman: Devonic fishes of the New York formations. Mem. New York State Mus., Vol. 10, Albany 1907.

Eastman: Devonian fishes of Jowa. Jowa Geol. Survey, ann. Rep., Vol. 18, Des Moines 1908.

Whiteaves: Illustrations of the fossil fishes of the devonian rocks of Canada III, Proc. a. Trans. R. Soc. Canada, Ser. 3, Vol. 1, Ottawa 1907.

		Tuni-cata	Acra-nia	Cyclo-sto-mata	1. U. Kl. Elasmobranchii				
					1. O. Plagiostomi	2. O. † Proselachii	3. O. † Acanthodi	4. O. Holocephali	Incerti
Känozoikum	Gegenwart	▮	▮	▮	▮			▮	
	Diluvium und Tertiär			⋮	▮			▮	
Mesozoikum	Kreide			⋮	▮			▮	
	Jura			⋮	▮			▮	
	Trias			⋮	▮	?▮			
Paläozoikum	Perm			⋮	▮	▮	▮		
	Karbon			⋮	▮	▮	▮		▮
	Devon			?▮		?▮	▮		▮
	Silur						?▮		
	Kambrium								

Pisces

2. U. Kl. Teleostomi			Incerti		Amphibia			
1. O. Dipnoi	2. O. Ganoidei	3. O. Teleostei	1. O. †Arthrodira	2. O. †Ostracodermi	1. O. Urodela	2. O. Anura	3. O. Gymnophiona	4. O. †Stegocephali
					?			
								?
	?		?					

Elasmobranchii.

Allgemeines und Faunen.

Hay: The chronological distribution of the Elasmobranchs. Trans. Amer. Philos. Soc., Vol. 20, Philadelphia 1901.

Jaekel: Über fossile Ichthyodorulithen usw. Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1890.

Jaekel: Die eocänen Selachier vom Monte Bolca, Berlin 1894.

Regan: A classification of the Selachian fishes. Proz. Zool. Soc., London 1907.

Einzelne Gruppen und Formen.

Dean: Chimaeroid fishes and their development. Carnegie Instit. Nr. 32, Washington 1906.

Dean: Notes on Acanthodian sharks. Amer. Journ. Anat., Vol. 7, Baltimore 1907.

Dean: Studies on fossil fishes (Sharks, Chimaeroids and Arthrodires). Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., Vol. 9, New York 1909.

Eastman: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Oxyrhina usw. Palaeontogr., Bd. 41, Stuttgart 1894.

Eastman: Some carboniferous Cestraciont and Acanthodian sharks [über *Edestidae* usw.]. Bull. Mus. Compar. Zool., Harvard College, Vol. 19, Cambridge Mass. 1902.

Hay: On the nature of Edestus and related genera etc. Proc. Un. St. Nation Mus., Vol. 37, Washington 1909.

Jaekel: Über die Beurteilung der paarigen Extremitäten [über †*Cladoselachus*] Sitz. Ber. k. preuss. Akad. Wiss. phys. math. Kl., Bd. 26, Berlin 1909.

Jaekel: Über die Organisation der Petalodonten. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 51, Berlin 1899.

Koken: Über Hybodus. Geol. pal. Abhandl., N. F., Bd. 5, Jena 1897.

Reis: Über *Acanthodes Bronni*. Morphol. Arbeiten von Schwalbe, Bd. 4, Jena 1896.

Reis: Das Skelett der *Pleuracanthiden*. Abh. Senckenberg naturf. Ges., Bd. 20, Frankfurt 1897.

Teleostomi.

Allgemeines und Faunen.

Abel: Fossile Flugfische. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt [über Fauna der alpinen Trias], Bd. 56, Wien 1906.

Eastman: A brief general account of fossil fishes and the triassic fishes of New Yersey. Ann. Rep. State Geolog., New Yersey 1904, Trenton 1905.

Gregory, W.: The orders of Teleostomous fishes. Ann. New York Acad. Sci., Vol. 17, New York 1907.

Heinecke: Die Ganoiden und Teleostier des lithographischen Schiefers von Nusplingen. [Oberster Jura.] Geol. pal. Abhandl., N. F., Bd. 8, Jena 1907.

Koken: Neue Untersuchungen an tertiären Fisch-Otolithen. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 43, Berlin 1891.

Loomis: Die Anatomie und die Verwandtschaft der Ganoid- und Knochenfische aus der Kreideformation von Kansas. Paläontogr., Bd. 46, Stuttgart 1900.

Schubert: Die Fischotolithen des österreichischen Tertiärs I—III. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 51, 55 u. 56, Wien 1901, 1905 u. 1906.

Traquair: Les poissons wealdiens de Bernissaart [unterste Kreide]. Mem. Mus. R. d'hist. natur., T. 6, Bruxelles 1911.

Einzelne Gruppen und Formen.

Dollo: Sur la phylogenie des Dipneustes. Bull. Soc. Belge Geol., T. 9, Bruxelles 1895.

Hennig: Gyrodus und die Organisation der Pycnodonten. Palaeontogr., Bd. 53, Stuttgart 1906.

Kramberger: Die obertriadische Fischfauna von Hallein in Salzburg [*Ganoïdei*]. Beitr. Pal. Geol. Österr. usw., Bd. 18, Wien 1905.

Lambe: Palaeoniscid fishes from the Albert shales of New Brunswick. [Unterstes Karbon.] Contrib. Canad. Palaeont., Vol. 3, Ottawa 1910.

Priem: Étude sur le genre Lepidotus. Annal. Paléont., T. 3, Paris 1908.

Reis: Paläohistologische Beiträge zur Stammesgeschichte der Teleostier. N. Jahrb. f. Miner. usw. 1895 I, Stuttgart 1895.

Reis: Coelacanthus lunzensis Teller. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 50, Wien 1900.

Schellwien: Über Semionotus Ag. Schrift. phys. ökon. Ges., Bd. 42, Königsberg 1901.

Scupin: Vergleichende Studien zur Histologie der Ganoidschuppen. Archiv f. Naturgesch., Jahrg. 62, Berlin 1896.

Stromer: Über das Gebiß der Lepidosirenidae und die Verbreitung tertiärer und mesozoischer Lungenfische. R. Hertwig Festschrift, Bd. 2, Jena 1910.

Teller: Über den Schädel eines fossilen Dipnoers, Ceratodus Sturi n. sp. aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. Abh. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 15, Wien 1891.

Traquair: The Ganoid fishes of the british carboniferous formations [†*Palaeoniscidae*]. Palaeontogr. Soc., London 1877, 1901, 1907, 1909 usw.

Arthrodira.

Dean: (Siehe oben unter *Elasmobranchii* 1909!)

Eastman: Structure and relations of Mylostoma. Bull. Mus. Compar. Zool., Bd. 50, Cambridge Mass. 1906.

Eastman: (Siehe unter Faunen: Devon Jowa, S. 49!)

Hussakof: Studies on Arthrodira. Mem. Amer. Mus. Natur. Hist., Vol. 9, New York 1906.

Jaekel: „Über Coccosteus" und „über Pholidosteus". Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1902 und 1907.

Ostracodermi.

Eastman: (Siehe unter Fischfaunen: Devon New York, S. 49!)

Gebhardt: Über das älteste, geologisch bekannte Vorkommen von Knochengewebe. Verhandl. anatom. Ges., 21. Vers. Würzburg, Jena 1907.

Hofmann: Über das Ruderorgan der Asterolepiden. Paläontogr., Bd. 57, Stuttgart 1911.

Kiaer: A new downtonian fauna in the sandstone series of the Kristiania area. Vidensk. Skrifter I mat. naturv. Kl. Nr. 7, Kristiania 1911. [Obersilurische †*Anaspida* und †*Aspidocephali.*]

Jaekel: „Über Asterolepiden" und „Tremataspis". Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 55, Berlin 1903.

Leriche: Le Pteraspis de Lievin. Ann. Soc. géol. du Nord, T. 32, Lille 1903.

Patten: On the structure of the Pteraspidae and Cephalaspidae. Amer. Natural., Vol. 37, Boston 1903.

Rohon: Die obersilurischen Fische von Oesel I und II. Mem. Acad. Imp. Sci., T. 38 und 41, Petersburg 1892, 1893.

Traquair: The fishes of the Old-Red sandstone of Britain II. The Asterolepidae. Palaeontogr. Soc., London 1894, 1904, 1906 ff.

Traquair: „Report on fossil fishes — collected in the silurian rock of the south of Scotland“ and „On Thelodus“. Trans. R. Soc., Vol. 39, 40, Edinburgh 1899, 1900.

Traquair: The lower devonian fishes of Gemünden. Ebenda, Vol. 40, Edinburgh 1905.

3. Klasse: Amphibia, Lurche.

Die teils nackten, teils mit Knochenschuppen versehenen Lurche zeigen in ihrer Lebensweise und Organisation den Übergang vom Wasser- zum Landleben. So besitzen sie zwar, da sie fast alle mindestens in der Jugend das Süßwasser bewohnen, Kiemenbogen (Fig. 66 *B*, S. 61) und Seitenlinien wie die Fische und stehen ihnen auch durch ein stets stark ausgebildetes *Parasphenoid* (Fig. 10, S. 7) nahe, sind aber durch typische, vorn meist vier-, hinten fünfzehige Füße oder völligen Mangel von Gliedmaßen von ihnen verschieden.

Ihr Innenskelett ist sehr wenig bis mäßig verknöchert, ihr Hautskelett dagegen manchmal stark. Der Schädel ist niedrig, meistens breit und stumpf und abgesehen von den †*Stegocephali*, wo sehr viele obere Deckknochen und oft eine lange Schnauze entwickelt sind, in der Regel nur mit wenig Knochen versehen. Von diesen verdienen die beiden seitlichen Hinterhauptsknochen Erwähnung, weil sie mit dem ersten und einzigen Halswirbel paarige Gelenke bilden, das *Quadratum*, weil es mit dem Schädel fest verbunden, und das *Hyomandibulare*, weil es in einen Gehörknochen umgebildet ist (Fig. 11, S. 7). Die allermeist vorhandenen zahlreichen, stets einfach-kegelförmigen Zähne der in der Regel fleischfressenden Tiere sind stets mit einer Pulpahöhle versehen und mit ihrer Basis den Kiefer- und oft auch anderen Knochen der Schädelunterseite aufgewachsen (akrodont) (Fig. 60, S. 58) oder an der Innenseite der Kieferränder angewachsen (pleurodont). Sie werden in derselben Weise wie bei den meisten *Teleostomi* gewechselt (s. S. 26!).

Die Zahl der Wirbel ist bei Landbewohnern im allgemeinen geringer als bei den im Wasser lebenden Tieren, welche in der Regel einen langen Ruderschwanz haben, der mit einem unpaaren, skelettlosen Flossensaum versehen ist. Sie sind meistens amphicöl, bei geologisch jüngeren Formen auch pro- oder opisthocöl und haben stets Gelenkfortsätze an den oberen Bogen (Fig. 65, S. 60). Die häufig mit zwei Gelenken an ihnen befestigten (zweiköpfigen) Rippen sind bei den geologisch jüngeren Formen recht kurz oder fehlen; auch bei den †*Stegocephali*, wo sie oft lang sind,

dürften sie das nur bei vielen *Anura* knöcherne Brustbein nicht erreichen.

Der Schultergürtel, an welchen sich bei den †*Stegocephali* große Hautknochen anlegen (Fig. 55), verknöchert nur teilweise; sehr oft bleiben auch die Gelenkenden der gestreckten Beinknochen wie die Hand- und Fußwurzel zeitlebens knorpelig (Fig. 56 und 66 *A*, S. 61). Auch der Beckengürtel, welcher sich mit einem, sehr selten mit zwei Sacralwirbeln verbindet, ist bloß bei den *Anura* und †*Stegocephali* stärker verknöchert (Fig. 62, S. 59), und besonders das Schambein (*Os pubis*) ist selten als besonderer Knochen vorhanden.

Vor allem nach dem Bau des Schädels und der Wirbelsäule, der Entwicklung des Hautskeletts und der Gliedmaßen teilt man die Lurche in die 4 scharf getrennten Ordnungen der *Urodela, Anura, Gymnophiona* und †*Stegocephali* ein, von welchen die gliedmaßenlosen Gymnophionen fossil unbekannt sind. Unterschiede der Wirbel, des Gebisses und des Brustgürtels werden bei den anderen in erster Linie zur Trennung von Familien verwandt.

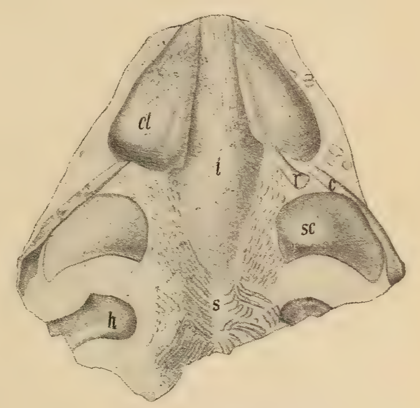


Fig. 55. †*Archegosaurus Decheni H. v. M.* (U. O. †*Labyrinthodonti*). Unterperm bei Saarbrücken (nach H. v. Meyer 1857). Ventralseite des Brustgürtels in fast ganz natürlicher Lage, $^1/_3$. *i Interclavicula* (*Episternum*), *cl Clavicula*, spitzes Hinterende im Gestein verborgen, links verschobene Rippe *r*, *c* verknöcherter Teil des *Cleithrum* oder der *Scapula*, *sc* der *Scapula* oder des *Coracoid*, *h* Oberende des *Humerus*, *s* Bauchschuppenreihen.

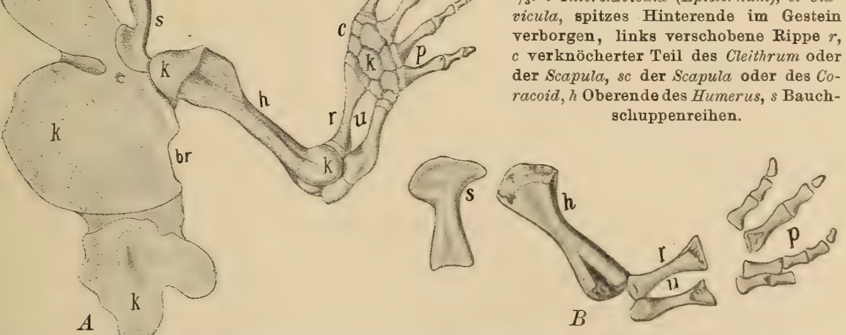


Fig. 56. Vorderfuß mit Brustgürtelhälfte von *Amphiumidae* (*Urodela*) verkleinert. *A Cryptobranchus japonicus v. d. Hoeven*, rezent, Japan (aus Hyrtl 1865). *B* † *Andrias Scheuchzeri Tschudi.* Jungtertiär (Obermiocän), Öningen bei Konstanz (aus H. v. Meyer 1845). *k* knorpelige Teile, *s* Schulterblatt, *br* ventrale Brustgürtelteile, *h* Oberarm (*Humerus*), *r Radius*, *u Ulna*, *c* Handwurzel, *p* 4 Finger. Bei der fossilen Form sind nur die knöchernen Teile so ziemlich in ihrer natürlichen Lage erhalten, die knorpeligen Gelenkenden, die Handwurzel und der Hauptteil des Brustgürtels hinterließen keine Spur.

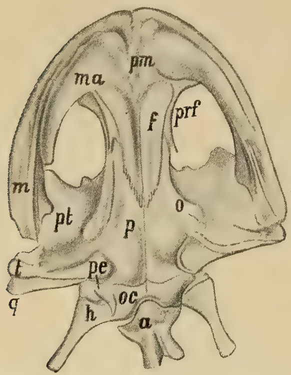


Fig. 57. †*Andrias Tschudii H. v. Meyer.* (O. *Urodela, Amphiumidae*).

Jungtertiär (Untermiocän) von Rott bei Bonn (aus H. v. Meyer 1860). Schädel und erster Halswirbel *a* von unten, verkl. Infolge Fehlens der Schädelbasis sieht man das Dach von innen und die Unterkiefer *m* ihm angepreßt. *pm* Lage der *Praemaxillae* und *Nasalia*, *ma Maxilla*, *prf Praefrontale* (*Lacrymale*), *f Frontale*, *o Orbitosphenoid*, *p Parietale*, *pt Pterygoid*, *q Quadratojugale*, *t* und *pe Tympanicum* und *Petrosum* (Ohrknochen), *oc Occipitale laterale*, *h Hyoid*.

1. Ordnung: Urodela, Schwanzlurche.

Die nackten, langschwänzigen Lurche, die jetzt in der Jugend oder dauernd im Süßwasser hauptsächlich der Nordhemisphäre leben, besitzen ein wenig verknöchertes Skelett. So wird das Dach des Schädels, der weite Schläfengruben besitzt, fast nur durch *Parietalia*, *Frontalia* und meist auch *Nasalia* gebildet (Fig. 57). Die einfachen Zähne sind an dem Oberkiefer in einer Doppelreihe angeordnet, manchmal aber auch rückgebildet. Die Wirbel sind amphicöl oder selten opisthocöl, die Rippen einfach, kurz oder rudimentär, die fünf bis zwei Kiemenbogen sind selten stärker verkalkt oder verknöchert, und an den kurzen und oft recht schwachen Gliedmaßen sind fast nur die Mittelstücke (Diaphysen) der Röhrenknochen verknöchert (Fig. 56). Unter den seltenen, im Tertiär und in der untersten Kreide Europas gefundenen, fossilen Resten, die gegenüber den rezenten Formen nichts Besonderes zeigen, ist nur der jungtertiäre (miocäne), große †*Andrias* (Fig. 56 *B* und 57), ein Verwandter des *Cryptobranchus* Japans und Nordamerikas, erwähnenswert.

Urodela incertae sedis.

Der einzige Vertreter der Familie der †*Paterosauridae*, die Gattung †*Lysorophus* aus dem Perm von Texas, kann nur mit größtem Vorbehalt hierher gestellt werden. Sie gleicht nämlich in der Form und der starken Verknöcherung des Schädels sowie in dem wahrscheinlichen Fehlen der Beine so sehr der *Amphisbaena*, einer gliedmaßenlosen Eidechse, daß sie von einem Autor jener Gruppe angereiht wurde. Abgesehen davon aber, daß die Hinterhauptsgelenke eher denjenigen von *Amphibia* gleichen, daß das *Quadratum* wie bei diesen unbeweglich und ein großes *Parasphenoid* vorhanden ist, sowie daß die Wirbel tief amphicöl und nicht mit den Bogen

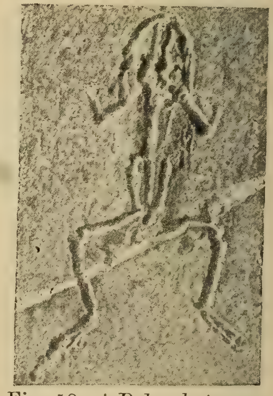


Fig. 58. †*Palaeobatracus Gaudryi Vidal* (O. *Anura*).

Oberer Jura (Kimmeridge) Mte. Montsech in Spanien (aus Vidal 1902), $^1/_1$.

verwachsen sind, fand man wohl verknöcherte Kiemenbogen. Trotz jener Ähnlichkeit und trotz der Ausbildung langer Rippen schließt sich deshalb die merkwürdige Form noch am besten hier an.

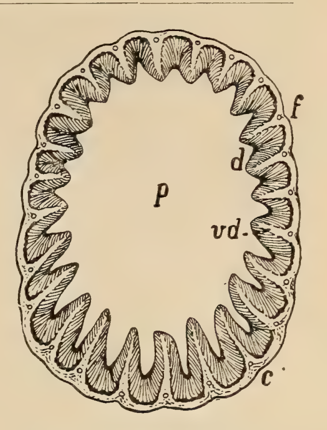


Fig. 59. †*Sclerocephalus labyrinthicus Geinitz* (O. †*Stegocephali*, †*Labyrinthodonti*).

Unteres Perm bei Dresden (aus Credner 1893). Horizontalschliff durch den unteren Teil eines radiärfaltigen Zahnes, vergr. *c* äußerer Cement-(Knochen)-Mantel, *f* äußere Vertikalfurchen, *d* Dentin, *p* Pulpahöhle, *vd* Vitrodentin mit radiären Lamellen nach innen in die Pulpahöhle *p* ragend (Plicidentin). An der Grenze von Dentin und Vitrodentin viele kleine Hohlräume.

2. Ordnung: Anura.

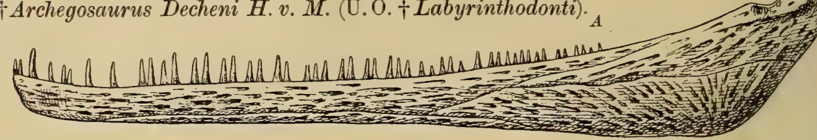
Die ebenfalls nackten, froschartigen Formen sind jetzt universell verbreitet und viel formenreicher als die Schwanzlurche. Ihr Schädel besitzt auch jederseits eine weite Schläfengrube und nur wenige Knochen; Kiemen und Kiemenbogen werden aber bei den Erwachsenen stets reduziert und die pro- oder opisthocölen Wirbel sind auf meist nur acht präsacrale, ein, selten zwei sacrale und ein langes postsacrales Stück (Coccyx) beschränkt. Die stets einfachen Zähne sind manchmal ganz rückgebildet. Eine stärkere Verknöcherung äußert sich in den Gürteln und in den langen Gliedmaßen, an welchen die Unterarm- und -beinknochen verschmolzen und die Fußwurzelknochen der langen, oft als Sprungbeine ausgebildeten Hinterbeine gestreckt sind.

Die wenigen, im Tertiär Europas und Indiens gefundenen Formen und ein Individuum aus dem oberen Jura (Kimmeridge) Spaniens (Fig. 58) (vielleicht auch in Nordamerika) lassen nichts Besonderes erkennen, nur scheinen bei manchen die Sprungbeine noch nicht so schlank zu sein wie bei den rezenten.

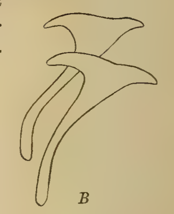
4. Ordnung: †Stegocephali.

Die nur aus Trias, Perm und Karbon bekannten, wenige cm bis mehrere m langen, stets geschwänzten †*Stegocephali* sind durch starke Hautverknöcherungen ausgezeichnet. Es ist nämlich das Schädeldach mit zahlreichen, der Brustgürtel ventral mit drei meist grubig verzierten Hautknochenplatten bedeckt, und sehr häufig findet sich ein ventraler, selten auch dorsaler Panzer von rundlichen bis länglichen Knochenschuppen (Fig. 55, S. 55). Das Schädeldach ist nur von den vorn gelegenen und stets weit getrennten Nasenlöchern, den sehr oft mit einem Ring von Knochenplättchen (*Sclerotica*) versehenen Augenhöhlen und einem kleinen Loch zwischen den *Parietalia* (*Foramen parietale*), das wohl ein augenartiges

Fig. 60.
†Archegosaurus Decheni H. v. M. (U. O. *†Labyrinthodonti*).



Unterperm bei Saarbrücken (nach Jäkel 1896). *A* Restaurierter Unterkieferast von außen, mit 4 grubig verzierten Deckknochen, $^2/_3$. *B* Zwei Rippen der mittleren Rumpfregion mit Fortsätzen ähnlich dem *Processus uncinati* der Vögel, $^1/_4$.



Sinnesorgan enthielt, durchbrochen, besitzt wie bei manchen Fischen, den *†Arthrodira* und *†Ostracodermi*, Schleimkanäle, die aber hinter den Augenhöhlen einen anderen Verlauf nehmen als bei jenen, und ist durch die Ausbildung zahlreicher und ziemlich wechselnder, sonst bei den Amphibien nicht vorhandener Deckknochen hinter und auch vor den Augenhöhlen bemerkenswert (Fig. 9, S. 7). Am Hinterhaupt verknöchern bloß die *Occipitalia lateralia* und wahrscheinlich auch ein paar *Otica*, und zwar geschieht das fast nur bei den triasischen (Fig. 11, S. 7) und einigen größeren paläozoischen Formen. Die Hinterecken des Daches ragen öfters nach hinten, und medianwärts von ihnen ist in der Regel je ein Schlitz, wohl für das Gehörorgan vorhanden, der manchmal zu einem Loch sich schließen kann. Die ventralen Schädeldeckknochen, die übrigens fast sämtlich Zähne tragen können, sind allermeist nur schmal und lassen deshalb große Lücken (Fig. 10, S. 7). An den Zähnen sind sehr häufig in der Pulpahöhle radiale Dentineinstülpungen ausgebildet (Fig. 59), die sich bei den großen triasischen Formen zu einer Labyrinthstruktur spezialisieren (Fig. 61). Nicht selten sind einige wenige Zähne viel größer als die übrigen. Auf dem Unterkiefer ist eine, ganz ausnahmsweise noch eine zweite Zahnreihe vorhanden. Kiemenbogen sind nur bei einigen paläozoischen Jugendformen nachgewiesen (Fig. 66 *B*, S. 61). Die Wirbel zeigen ähnliche Verknöcherungsstadien wie bei den Ganoidfischen (S. 28), aber noch mannigfaltiger; gewöhnlich sind sie aber amphicöl, wobei die *Chorda dorsalis* wohl allermeist

s d vd p

Fig. 61. *† Mastodonsaurus giganteus Jäger* (O. *†Stegocephali*, *†Labyrinthodonti*).

Mittlere Trias (oberer Muschelkalk), Crailsheim in Württemberg (nach E. Fraas 1889). Ausschnitt eines Horizontalschliffes durch den unteren Teil eines Kegelzahnes, $^{20}/_1$. Das Dentin ist durch radiäre, labyrinthisch gewundene Einstülpungen, welche die im oberen Teil des Zahnes einfache Pulpahöhle in radiäre Fächer und sekundäre Höhlen zerteilen, äußerst kompliziert (Labyrinthstruktur, Plicidentin). *d* Dentin, *p* Pulpahöhle, *s* Schmelz, *vd* Vitrodentin.

dauernd die Körper durchbohrt. Die Rippen sind häufig lang, manchmal mit zwei Gelenkköpfen an den Querfortsätzen befestigt, öfters eigentümlich differenziert (Fig. 60 *B*). Verknöcherungen im Brustgürtel werden für *Interclavicula* (= *Episternum*), *Claviculae, Scapulae* oder *Coracoidea* und *Cleithra* oder *Scapulae* erklärt (Fig. 55, S. 55). Im Beckengürtel, der an einen, sehr selten an zwei Sacralwirbeln sich anfügt, sind neben den *Ilia* die großen, ventral zusammenstoßenden *Ischia* stark entwickelt, während getrennte *Ossa pubis* selten nachzuweisen sind (Fig. 62). In den Gliedmaßen endlich, die manchmal ganz fehlen, sind die Gelenkenden und die Hand- und Fußwurzel auch nur selten verknöchert. An den vorderen Beinen scheinen in der Regel vier, selten fünf, an den stärkeren hinteren wohl stets fünf Zehen und stets getrennte Unterschenkelknochen vorhanden zu sein (Fig. 66 *A*, S. 61).



Fig. 62.
†*Mastodonsaurus giganteus Jäger* (U. O. †*Labyrinthodonti*).
Obere Trias (Lettenkohle) Württemberg (nach E. Fraas 1889). Beckengürtel restauriert, stark verkleinert, von unten. *a* Gelenkgrube für den Oberschenkel, *il Ilium*, *is Ischium*, *p Os pubis*.

Die zahlreichen, meistens Eidechsen- oder Salamander-, seltener Krokodil- oder Schlangen-ähnlichen Formen lassen sich vorläufig in drei Unterordnungen gruppieren. Die erste der †***Phyllospondyli*** enthält nur wenige im unteren Perm und Oberkarbon Europas verbreitete, in einer Art auch im Oberkarbon von Illinois vertretene, Salamander-ähnliche kleine Formen, die sich durch ganz oberflächliche Verknöcherung der Wirbelkörper auszeichnen, in welchen die *Chorda* vielleicht wie bei manchen *Urodelen* verdickt war (Fig. 63).

Schwache sonstige Verknöcherung des Innenskelettes, einfache kurze Rippen, ein nicht langer Schwanz, einfache Gliedmaßen, ein breiter Schädel und ganz einfache Zähne charakterisieren ferner diese primitiven Tiere (Fig. 66 *A*, *B*, S. 61).

Zahlreiche, recht heterogene Formen des Unterperms und Oberkarbons Europas und Nordamerikas, die zum Teil wohl über einen halben Meter lang wurden, werden nach ihren sehr tief amphicölen Wirbeln als †***Lepospondyli*** zusammengefaßt. Sie haben meistens schmale Schädel und einfache oder mit nur schwachen Radiäreinstülpungen versehene Zähne und allermeist schlanke, sehr oft zweiköpfige Rippen, einen einfach gestalteten *Humerus* und manchmal auch dorsale Schuppen. Eigentümliche Spezialisierungen zeigen einige anscheinend extremitätenlose Genera, z. B. †*Dolichosoma* in Europa und der mit sehr kleinen





Fig. 63. †*Protriton amblystomus Credner sp.* (U. O. †*Phyllospondyli*). Unterperm bei Dresden (nach Credner 1886). *A* Rumpfwirbel von unten, 3/1. *B* horizontal geschnitten, um den einst von der *Chorda dorsalis* und Knorpel erfüllten Hohlraum im Körper und in den Querfortsätzen zu zeigen.

Beinen und einem merkwürdig breiten Schädel versehene †*Diplocaulus* im Perm von Texas, während die meisten wohl Eidechsen-ähnlich waren und andere mit fächerförmigen, oberen und unteren Dornfortsätzen am Schwanz ausgezeichnete, z. B. die †*Urocordylidae* (Fig. 64), wahrscheinlich einen Ruderschwanz wie die Molche hatten.

Die †***Labyrinthodonti*** endlich haben teils Schnittwirbel (rhachitom) aus drei Knochenstücken (Fig. 65), teils scheibenförmige, amphicöle, selten aus je zwei Scheiben bestehende Wirbel und manche permische zwei Sacralwirbel. Sie besitzen ferner sehr häufig durch Verbreiterung oder durch Fortsätze komplizierte Rippen und einen stets radiären bis labyrinthischen Bau der Zähne (Fig. 59 und Fig. 61, S. 58), unter welchen meist einige zu Fangzähnen vergrößert sind (Fig. 10, S. 7), sowie allermeist einen durch starke Drehung um seine Längsachse, Fortsätze oder auch ein Nervenloch am Unterende komplizierten *Humerus* (? Grabfüße). Ihr Schädel, der etwas, manchmal sogar stark gestreckt ist, besitzt in der Regel Furchen (Schleimkanäle) für die Seitenlinien (Fig. 9, S. 7) und knöcherne *Occipitalia lateralia*, dagegen selten *Sclerotica*; bei einigen permischen liegen die Nasenlöcher nicht ganz vorn, vereinzelt ist auch je ein praeorbitaler Durchbruch des Schädels gefunden. Bauchschuppen sind bei den meisten paläozoischen Genera nachgewiesen (Fig. 55, S. 55). Einige wenige, kurzschwänzige Gattungen des Perms von Texas, z. B. †*Cacops* haben auch einen Rückenpanzer aus einer medianen Reihe von Platten, die zum Teil ähnlich wie die Neuralplatten der Schildkröten mit den Dornfortsätzen der Wirbel in Verbindung stehen. Endlich ist die stattliche, bis mehrere m erreichende Größe mehrerer oberkarbonischer und permischer, besonders aber tria-



Fig. 64. †*Urocordylus scalaris Fritsch* (U. O. †*Lepospondyli*, †*Urocordylidae*). Oberkarbon, Nürschan, Böhmen (abgeändert aus H. Schwarz 1908) Schwanzwirbel von links, 3/1. *a* fächerförmiger oberer, *f* unterer Dornfortsatz, *b* vorderer wohl unpaarer Gelenkfortsatz, *c* normaler vorderer, *d* hinterer Gelenkfortsatz, *e* Wirbelkörper.

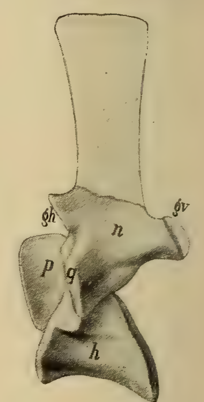


Fig. 65. †*Eryops megacephalus Cope* (U. O. †*Labyrinthodonti*). Perm, Texas (abgeändert aus Broili 1899). Schnittwirbel von der Seite, 1/2, ergänzt. *h Hypocentrum* mit Rippengelenkfläche, *n* Neuralbogen mit Querfortsatz *q*, mit Rippengelenkfläche, vorderen und hinteren Gelenkfortsätzen *gv* und *gh*, *p* rechtes *Pleurocentrum*.

sischer Vertreter hervorzuheben (Fig. 9, S. 7), welch letztere nur amphicöle Wirbel und die komplizierteste Zahnstruktur haben (Fig. 61, S. 58).

Sie sind im Unterkarbon Schottlands in dürftigen Resten vertreten, dann aber besser und formenreicher im Oberkarbon auch in Nordamerika. Im Perm fand man sie außerdem auch in Indien, in der Trias endlich

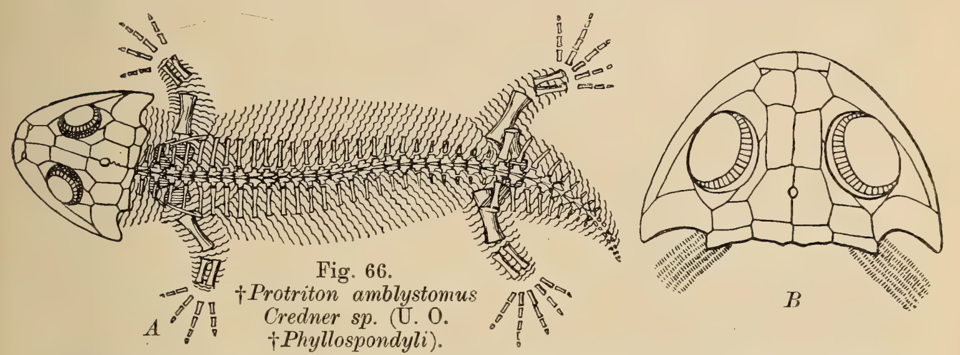


Fig. 66. †*Protriton amblystomus* Credner sp. (U. O. †*Phyllospondyli*).

Unterperm bei Dresden (zusammengesetzt nach Credner 1886 und 1890). *A* Restauriertes Skelett von oben mit Bauchpanzer, nat. Gr. *B* Restaurierter Schädel der Larve von oben (nach Credner 1890). Kürzer und breiter mit größeren Augenhöhlen und Resten von Kiemenbogen, $^{3}/_{1}$.

in Europa, Indien, Südafrika und ein Genus in Australien, sowie in der oberen Trias Nordamerikas. Einige spitzschnauzige in der mittleren Trias Spitzbergens scheinen im Meer gelebt zu haben.

Geologische Verbreitung und Entwicklung der Amphibien.

Spielen die Amphibien schon in der jetzigen Tierwelt eine recht bescheidene Rolle, so sind die oft nur wenig verknöcherten Skelette der allermeist kleinen Tiere fossil außer in einigen lokalen Süßwasserablagerungen äußerst selten. Was man über die fossilen Vertreter der rezenten Ordnungen weiß, genügt nur, um zu zeigen, daß sie ziemlich alt und konstant sein müssen; der auf Seite 56 erwähnte †*Andrias* spricht jedoch für eine andere, wohl weitere Verbreitung gewisser Familien. Von den †*Stegocephali* kennt man von einzelnen Genera zwar sogar die Entwicklung von der kiemenatmenden Larvenform an (Fig. 66 *A*, *B*), die meisten aber sind nur recht ungenügend bekannt, obwohl sie im unteren Perm und oberen Karbon offenbar eine ziemliche Rolle spielten und noch in der Trias wohl die größten Landtiere waren. Ihnen gehören wahrscheinlich die meisten der besonders in manchen Buntsandsteinschichten Deutschlands, aber auch schon im Karbon Nordamerikas nicht seltenen, fünf- oder vierzehigen Fußspuren († *Chirotherium* usw. Fig. 67) an, welche ebenso wie ihr Skelett beweisen, daß es plumpe, amphibisch lebende Tiere waren, während Koprolithen sie als Fleischfresser verraten. Ähnliche

Spuren und ganz dürftige Skelettreste im Oberdevon Nordamerikas und Westeuropas erhärten übrigens das Vorhandensein vierfüßiger Tiere schon in dieser frühen Zeit.

Bei dem derzeitigen Stand des Wissens ist natürlich von einem Stammbaum keine Rede, besonders da man von kleineren Amphibien aus dem ältesten Tertiär und dem ganzen Mesozoikum nur äußerst wenig kennt. Es kann hier deshalb nur auf die Ähnlichkeit mancher extremitätenloser †*Lepospondyli* mit den fossil noch unbekannten *Gymnophiona*, die ja auch Schuppen, amphicöle Wirbel und ein geschlossenes, wennschon aus wenigen Knochen bestehendes Schädeldach haben, und auf die der †*Phyllospondyli* (Fig. 66) mit *Urodelen* aufmerksam gemacht werden unter Hinweis darauf, daß auch in der Phylogenie mancher *Teleostomen*-Gruppen eine wechselnde Zahl und vor allem eine allmähliche Rückbildung der Hautknochen festgestellt erscheint. Die jüngeren †*Labyrinthodonti* aber, die wohl ebenfalls in der Rückbildung der Schuppen und der *Sclerotica* eine ähnliche Entwicklung zeigen, sind in der Zahnstruktur zu spezialisiert und zu groß, um weitere Formen ableiten zu lassen.



Fig. 67. †*Ichnium sphaerodactylum Pabst* (O. †? *Stegocephali*).
Unteres Perm (Ober-Rotliegendes) bei Tambach in Thüringen (aus Pabst 1897). Negativ der Fährte des linken fünfzehigen Hinterfußes und einer Spalte im ausgetrockneten Schlammboden, $^{1}/_{8}$.

Sehr bemerkenswert erscheint endlich die Ähnlichkeit im Gesamthabitus, in der gestreckten Schnauze, in den Gliedmaßen und insbesondere in der Zusammensetzung des Schädeldaches vieler †*Stegocephali* mit manchen Reptilien[1]) (Fig. 105, S. 108), sowie das Vorhandensein einer radiären Zahnstruktur bei manchen fossilen Reptilien und bis zur Labyrinthstruktur gesteigert bei paläozoischen *Crossopterygiern*, an die auch die starken Hautknochenbildungen, der Bau des Unterkiefers und die wahrscheinlich vorhandenen Spiralfalten des Darms erinnern. Dagegen erweisen sich selbst die ältesten Dipnoi durch ihr spezialisiertes Gebiß trotz mancher Vergleichspunkte als kaum direkt verwandt. Es erscheint also eine Abstammung der Reptilien von diesen ältesten bekannten Vierfüßlern sehr wahrscheinlich und andererseits deren Beziehung zu den *Crossopterygiern* wenigstens angedeutet. Man kennt aber keinerlei Übergänge zwischen Fischflossen und Gehfüßen.

1) Der zu den †*Labyrinthodonti* gehörige †*Trematops* im Perm von Texas soll sogar ein schwaches *Parasphenoid* besitzen, wie es für Reptilien fast ausnahmslos Regel ist.

Tiergeographisch lassen sich die †*Stegocephali* noch sehr wenig verwerten, bemerkenswert ist nur, daß im Perm die nordamerikanische Fauna den übrigen fremdartig gegenübersteht, während im Karbon und in der Trias bis jetzt keine solchen scharfen Unterschiede festgestellt sind, scheinen doch manche triasische Genera sehr weit verbreitet zu sein, z. B mehrere Westeuropa und Südafrika gemeinsam.

Diagnosen der Amphibiagruppen.[1]

3. Klasse: ***Amphibia.*** Meist in der Jugend kiemenatmend, mit mehrzehigen Füßen oder ohne paarige Gliedmaßen. Nackt oder mit Schuppen, Innenskelett in der Regel unvollkommen verknöchert, Schädel niedrig, meist breit, mit paarigen Hinterhauptsgelenken und großem *Parasphenoideum.* Wenige dm bis wenige m lang. Süßwasser- und Festlandsbewohner. Rezent bis Unterkarbon.

1. Ordnung: ***Urodela.*** Schwanzlurche, nackt mit langem Schwanz und kurzen Beinen, mit manchmal dauernder Kiemenatmung. Schädel mit weiter Schläfengrube. Allermeist klein. Rezent, Tertiär und unterste Kreide.
2. Ordnung: ***Anura.*** Frösche, nackt, ungeschwänzt, nur in der Jugend mit Kiemen, mit Sprungbeinen, Schädel mit weiter Schläfengrube. Klein. Rezent, Tertiär und oberer Jura.
3. Ordnung: ***Gymnophiona.*** Blindwühler, wurmartig, beschuppt, ohne Gliedmaßen, Schläfen überdacht. Klein, rezent.
4. Ordnung: ***†Stegocephali.*** Panzerlurche. Meist mit Knochenschuppen und Gehfüßen, Schädel oft gestreckt mit geschlossenem Dach aus vielen Hautknochen, Zähne oft mit Radiärstruktur. In der Jugend wohl Kiemenatmung, Brustgürtel stets mit drei Hautknochen, Wirbel meist nicht ganz verknöchert, Schwanz lang. Fast nur in Süßwasserschichten von Trias bis Unterkarbon.

Neuere Litteratur.

Amphibia.

Ammon, L. v.: Die permischen Amphibien der Rheinpfalz. München 1889.
Branson: Structure and relations of american Labyrinthodontidae. Journ. of Geol., Bd. 13, Chicago 1905.
Broili, F.: Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Palaeontogr. Bd. 51, Stuttgart 1904.
Case: Revision of the Amphibia and Pisces of the Permian of North-America. Carnegie Instit., Washington 1911.
Credner, H.: Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden, IX und X. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 42 u. 45, Berlin 1890 u. 1893.
Credner, H.: Die Urvierfüßler (*Eotetrapoda*) des sächsischen Rotliegenden. Naturwiss. Wochenschrift. Bd. 5. Berlin 1890.
Fraas, E.: Die Labyrinthodonten der schwäbischen Trias. Palaeontogr. Bd. 36, Stuttgart 1889.
Fritsch, A.: (siehe S. 14!).
Jaekel: Über die ältesten Gliedmaßen der Tetrapoden. Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1909.

1) Tabelle der geologischen Verbreitung siehe Seite 51!

Laube, G.: Synopsis der Wirbeltierfauna der böhmischen Braunkohlenformation usw. Beitr. Kenntn. Wirbeltierfauna böhm. Braunkohlenf., Bd. 2, Prag 1901.

Moodie: The lateral line system in extinct Amphibia. Journ. of Morphol., Bd. 29, Philadelphia 1908.

Moodie: The carboniferous Quadrupeds etc. Trans. Kansas Acad., Vol. 22, Topeka 1909.

Schwarz: Über die Wirbelsäule und die Rippen holospondyler Stegocephalen (*Lepospondyli*). Beitr. Pal. u. Geol. Österr. usw., Bd. 21, Wien 1908.

Stickler, L.: Über den mikroskopischen Bau der Faltenzähne von *Eryops megacephalus*. Palaeontogr., Bd. 46, Stuttgart 1899.

Thevenin: Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Ann. de Paléont., Bd. 5, Paris 1910.

Williston: Cacops, Desmospondylus, new genera of permian vertebrates. Bull. geol. Soc. N. America, Bd. 21. Rochester 1910.

Amniota.

Die Kriechtiere bilden mit den Vögeln und Säugetieren zusammen die höheren Wirbeltiere, welche sich von den niederen nicht nur durch eine etwas andere Embryonalentwicklung unterscheiden, sondern auch ausschließlich Lungenatmer sind und dementsprechend fast oder völlig getrennte Herzkammern besitzen. Sie stehen in einer stärkeren Entwicklung des Groß- und Kleinhirnes höher als Amphibien und Fische, haben aber als ursprüngliche Landbewohner keine Seitenlinien, und ihre Kiemenbogen sind so reduziert, daß nur noch im Zungenbeinbogen Knochen auftreten. Ihr übriges Innenskelett ist aber stark verknöchert, die Wirbelkörper z. B. bestehen nur aus einem, allerdings öfters noch amphicölem Knochen, zwischen denen nur bei Reptilien manchmal noch kleine ventrale Intercentra vorkommen; die Schädelbasis wird von dem Knorpelknochen *Basisphenoideum* eingenommen (Fig. 14, S. 11), während das *Parasphenoideum* nur als allermeist unbedeutender Bestandteil von dessen Rostrum vorhanden ist, auch wird der knorpelige Anteil des Schädels gegenüber niederen Wirbeltieren stark reduziert. In der Wirbelsäule ist die Differenzierung des zweiten Halswirbels *Epistropheus*, mit dem sich der Körper des ersten, *Atlas*, als sogenannter *Dens* verbindet, charakteristisch, auch sind stets mehrere Halswirbel vorhanden (Fig. 68). Endlich ist der ganze Körper in der Regel von Horngebilden, Schuppen bei Reptilien, Federn bei Vögeln und Haaren bei Säugetieren bedeckt, und an den Endgliedern der Extremitäten sind meistens stärkere Horngebilde (Krallen, Hufe und Nägel) vorhanden. Die Reptilien selbst haben übrigens gerade in ihrem Skelettbau so viel mit den Vögeln gemeinsam, daß sie zusammen als *Sauropsida* den Säugetieren gegenübergestellt werden; speziell der Paläozoologe kennt aber wieder so viele verknüpfende Merk-

Fig. 68. † *Elotherium ingens Leidy* (O. *Artiodactyla, Bunodontia,* † *Elotheriidae*).
Oligocän (*Titanotherium*-Schichten), Süddakota (wenig abgeändert aus Scott 1898). Skelettrekonstruktion eines Paarhufers, $^{1}/_{16}$ ungefähr. Wirbel und Rippen zum Teil ergänzt.

male gewisser Reptilien und Säugetiere, jedoch nicht solche Übergänge zwischen den drei Klassen, daß sich ihre Zusammenfassung jetzt schon rechtfertigen ließe.

4. Klasse: Reptilia, Kriechtiere.

Die fossilen Reptilien, bei welchen wir natürlich nur ausnahmsweise andere Teile als Knochen und Zähne kennen, übertreffen an Menge und Mannigfaltigkeit die rezenten so außerordentlich, daß man ein ganz unzureichendes Bild des Baues und der Lebensweise der Kriechtiere erhalten würde, wenn man sie nicht möglichst berücksichtigte.

Die meisten Reptilien sind langgestreckt, doch haben die Schildkröten, †*Plesiosauria* und †*Placodontia* einen breiten, kurzen Rumpf. Alle rezenten und wohl die meisten fossilen zeigen starke Verhornungen der Haut, meist Schuppen oder Schilder, dorsal auch Stacheln, an den Endgliedern der Zehen allermeist Krallen, seltener z. B. an gewissen †*Dinosauria*-Zehen auch wohl Hufe, bei Schildkröten und wahrscheinlich auch bei den jüngsten †*Pterosauria* und bei mehreren †*Anomodontia* Schnäbel. Bei manchen fossilen waren aber die Schuppen winzig klein oder fehlten, so bei †*Ichthyosauria* und †*Pterosauria*. Daneben spielen Hautknochen oft eine starke Rolle, am häufigsten die zweiseitig symmetrischen Bauchrippen zwischen Brustkorb und Becken, was bei Beziehung auf die Bauchschuppenreihen der †*Stegocephali* als primitiv gelten kann, z. B. bei *Crocodilia* (Fig. 1, S. 2), *Rhynchocephalia* (Fig. 74, S. 73), †*Parasuchia*, †*Ichthyosauria*, †*Plesiosauria* (Fig. 99, S. 101), †*Pterosauria* (Fig. 91, S. 92) usw. Dazu kommt der Bauchpanzer der Schildkröten und einiger *Crocodilia*, noch öfter dorsal ein Panzer bei Schildkröten und Platten bei wenigen Eidechsen, manchen †*Cotylosauria*, den *Crocodilia* (Fig. 1, S. 2), †*Parasuchia* und bei manchen †*Stegosauria*, bei denen auch dorsale Stacheln vorkommen (Fig. 118, S. 121).

Charakteristisch für alle ist aber die konstante starke Beteiligung von paarigen Hautknochen am Aufbau des Schädels, speziell vor und hinter der Augenhöhle [*Praefrontalia* und *Adlacrymalia* (? *Lacrymalia*), *Postfrontalia* und auch *Postorbitalia*] außer den bei allen normalen *Tetrapoda*-Schädeln vorhandenen Hautknochen, von welchen nur die Nasenbeine bei Schildkröten meistens rückgebildet sind (Fig. 69).

Auf der Unterseite ist zwar das *Parasphenoideum* fast stets rudimentär, dafür aber meistens zwischen *Pterygoideum* und *Maxilla* jederseits ein *Os transversum*, das sich sonst bei Wirbeltieren nicht findet, und zwischen *Pterygoideum* und *Parietale* ein *Epipterygoideum* nachweisbar und stets ein *Basisphenoideum* vorhanden (letztere beide Knorpelknochen).

Sehr charakteristisch ist, daß immer die vier *Occipitalia* verknöchert sind und das *Basioccipitale* einen unpaaren Hinterhauptsgelenkkopf trägt (Fig. 14, S. 11), der nur oft durch Übergreifen auf die *Exoccipitalia* dreiteilig, bei †*Theriodontia* (Fig. 111, S. 112) und wenigen Schildkröten durch Reduktion des mittleren Teiles zweiteilig und damit dem paarigen Gelenk der Amphibien und Säugetiere ähnlich wird.

Nicht nur durch den Wechsel in Gestaltung und Größe der einzelnen Schädelknochen, sondern vor allem in der sehr verschiedenen Ausbildung der Schädelöffnungen unterscheiden sich die zahlreichen Reptilgruppen zum Teil so stark, daß diese Merkmale hervorragenden systematischen Wert haben. Die zwei Nasenlöcher liegen meistens vorn, manchmal, so bei †*Therocephalia* und †*Theriodontia*, dicht beisammen (Fig. 110, S. 111), oder wie bei den Schildkröten und meisten Krokodiliern vereint (Fig. 94, S. 96). Besonders bei Wasserbewohnern liegen sie aber oft nahe bei den Augenöffnungen, also an der Basis der Schnauze, die durch Streckung der *Praemaxillae* oder *Maxillae* oder beider häufig stark verlängert ist, z. B. bei †*Ichthyosauria* (Fig. 103, S. 106) und †*Parasuchia* (Fig. 84, S. 83).

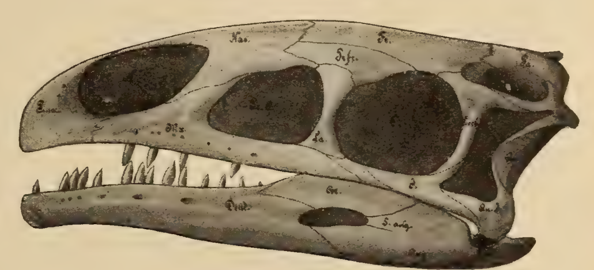


Fig. 69. †*Plateosaurus Reinigeri v. Huene.* (U. O. †*Theropoda*).
Obere Binnen-Trias (Stubensandstein) Württemberg (nach einer Originalzeichnung von E. Fraas 1911). Schädel wenig restauriert, $1/_5$. Zähne z. T. ausgefallen. *Pmx* bezahnte *Praemaxilla*, *Mx* bezahnte *Maxilla*, *N* großes Nasenloch, *Nas Nasale*, *PrO* große Präorbitallücke, *La Lacrymale*, *Prfr Praefrontale*, *Fr Frontale*, *O* Augenhöhle, *J Jugale*, *Porb Postorbitale*, *Pa Parietale*, *ST* oberes Schläfenloch, *T* unteres Schläfenloch, *Sq Squamosum*, *Q Quadratum*, *QuJ Quadratojugale*, *Dent.* bezahntes *Dentale*, *Cor Coronoideum* (Kronfortsatzstück), *S. ang Supraangulare*, *Ang Angulare*, *Art Articulare*.

Zwischen ihnen und den Augenhöhlen kommen manchmal, z. B. bei den †*Dinosauria* (Fig. 69), †*Pterosauria* (Fig. 91, S. 92) und †*Parasuchia* (Fig. 84, S. 83), präorbitale Lücken vor, wodurch das Gewicht des Schädels verringert erscheint, und die Augenhöhlen sind oft sehr groß und median meistens nur durch ein Interorbitalseptum getrennt, das sehr selten, z. B. bei manchen †*Theromora*, verknöchert ist. Auch die seitliche Vorderwand der Hirnkapsel bleibt, wie bei den Amphibien, sehr häufig unverknöchert.

Ein gar nicht seltenes, wohl primitives Merkmal ist weiterhin das unpaare Scheitelloch, das sich bei †*Rhynchocephalia*, den meisten *Squamata*, †*Ichthyosauria*, †*Theromora* usw. findet (Fig. 70, S. 69), und das bei vielen jetzigen Eidechsen und *Sphenodon* das lichtempfindliche Parietalauge beherbergt. Besonders wichtig ist aber die hinter den Augen und neben den

Parietalia gelegene Schläfenregion, die nur bei den †*Cotylosauria* wie bei den †*Stegocephali*, und wohl sekundär bei manchen Schildkröten, vollständig überdacht ist (Fig. 105, S. 108). Meistens finden sich hier jederseits zwei verschieden große Schläfenlöcher, ein oberes und unteres, die unten durch einen oberen und unteren wagerechten Jochbogen begrenzt sind (Fig. 69). Bei den *Squamata*, wo die *Quadrata* zum Unterschiede von allen andern Reptilien, abgesehen von einigen †*Dinosauria*, wie bei den Vögeln gelenkig am Schädel befestigt sind (Streptostylie, Fig. 75, S. 75), fehlt aber stets der untere zu diesem Knochen ziehende und oft auch der obere Jochbogen. Alle diese Reptilien werden als *Diapsida* zusammengefaßt.

Bei den meisten †*Theromora* (Fig. 110, S. 111), den †*Sauropterygia* (Fig. 70), †*Ichthyosauria* und Schildkröten ist aber jederseits nur eine, wohl die obere Schläfenöffnung ausgebildet, deren Jochbogen in der Regel stark ist, bei einigen Schildkröten aber fehlt. Es sind das die *Synapsida*, von welchen kaum anzunehmen ist, daß sie ursprünglich auch zwei Jochbogen hatten.

Recht verschieden und charakteristisch für die einzelnen Reptilgruppen ist dann die Ausbildung der Schädelunterseite, vor allem je nach der verschiedenen Breite der horizontalen Teile der *Vomera, Palatina*, der stets großen *Pterygoidea* und der *Transversa*, wonach bald größere Lücken, wie bei den *Squamata* (Fig. 14, S. 11), †*Pterosauria* und †*Ichthyosauria*, bald ein ziemlich geschlossenes Rachendach, wie bei den meisten Reptilien, bald ein fast ganz geschlossenes, wie bei †*Nothosauria* und †*Placodontia* vorhanden ist (Fig. 70 und Fig. 100 *B*, S. 103). Dabei ist die Lage der inneren Nasenöffnungen, der Choanen, gleichfalls sehr beachtenswert. Meistens liegen sie weit vorn dicht beisammen oder weit getrennt (Fig. 70B), was offenbar der ursprüngliche Zustand ist, manchmal sind sie aber fast vereinigt und durch Bildung einer sekundären Gaumenplatte infolge horizontaler Verbreiterung der *Praemaxillae, Maxillae* und *Palatina* zurückgerückt, so bei einigen Schildkröten und den †*Anomodontia*, sowie besonders den †*Theriodontia* (Fig. 111, S. 112) und geologisch älteren *Crocodilia* (Fig. 82, S. 80), oder durch weitere Verlängerung dieses Daches durch die *Pterygoidea* weit nach hinten verlagert, so bei den jüngeren *Crocodilia*. Im Gehörorgan endlich befindet sich wie bei Amphibien die *Columella*, stets aber sind mehrere *Otica* verknöchert.

Jeder Unterkieferast gelenkt wie bei jenen am gewölbten *Quadratum*, das außer bei †*Theriodontia* und †*Anomodontia* stets groß ist und vor und über dem, wie bei den †*Stegocephali*, mehrere Deckknochen (*Squamosum, Quadratojugale* und *Supratemporale*) sich befinden (Fig. 69, S. 67). Er besteht ebenfalls stets aus mehreren, bis zu 6 Knochen; nur bei den †*Theriodontia* ist einer, das *Dentale*, so vergrößert, daß die an-

dern ganz zurücktreten (Fig. 110, S. 111). Seine Form wechselt je nach der Schnauzenlänge und -breite, und öfters ist zwischen dem Gelenk und den Zähnen ein aufragender Kronfortsatz zum Ansatz von starken Kaumuskeln kräftig ausgebildet, so bei Tieren mit Kaufunktion: †*Theriodontia*, †*Placodontia* und manchen †*Dinosauria* (Fig. 90 *A*, S. 89). Die beiden Äste sind außer bei den meisten *Squamata* vorn in einer verschieden langen Symphyse unbeweglich verbunden, in der sie manchmal, z. B. bei Schildkröten und †*Pterosauria*, verschmelzen.

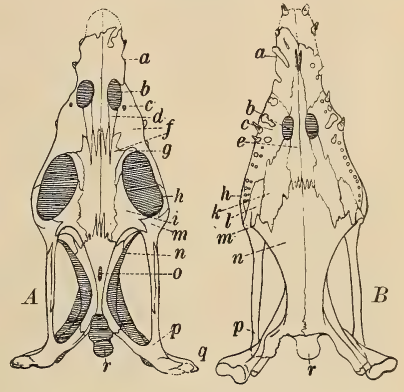


Fig. 70. † *Cymatosaurus silesiacus Schrammen* (O. †*Sauropterygia*, U. O. †*Nothosauria*).

Mittlere marine Trias (unterer Muschelkalk). Sacrau, Schlesien (wenig geändert aus Schrammen 1899). Schädel von oben *A* und unten *B*, $^1/_4$. *a* bezahnte *Praemaxilla*, *b* äußere resp. innere Nasenöffnung, *c* bezahnte *Maxilla*, z. T. nur Alveolen der Zähne, *d* ?*Nasale* (? *Adlacrymale*), *e Vomer*, *f Frontale*, *g* ? *Praefrontale* (? *Lacrymale*), *h Jugale*, *i Postfrontale*, *k Palatinum*, *l Transversum*, *m Postorbitale*, *n Pterygoid*, *o Parietale* mit *Foramen parietale*, *p Squamosum*, *q Quadratum*, *r Condylus occipitalis*.

Die Zähne bestehen nur aus einfachem Dentin und Schmelz, bloß am Aufbau der Basis beteiligt sich öfters Knochen (Cement) und manchmal, z. B. bei †*Ichthyosauria*, zeigen sie hier einen radiären Bau (Fig. 71). Sie sind meistens kegelförmig und dienen so fast nur zum Ergreifen und Festhalten der Beute. Häufig sind aber scharfe oder gezackte Vorder- und Hinterkanten vorhanden, so bei vielen Eidechsen und bei †*Dinosauria*, unter welchen auch Pflanzenfresser mit starker Abkauung der Krone vorkommen (Fig. 85 und Fig. 86, S. 85). Schon bei einfachen Kegelzähnen findet sich öfters eine Differenzierung durch Vergrößerung einzelner Zähne des Oberkiefers und des *Dentale*, z. B. bei †*Pelycosauria* (Fig. 115, S. 117), †*Therocephalia* und einigen *Crocodilia*; bei den †*Theriodontia* kommt dazu eine Zackung der hinteren Kieferzähne (Fig. 110, S. 111), und bei den †*Placodontia* ist das Gebiß wie bei den †*Pycnodonti* (S. 32) in vordere Greifzähne und hintere halbkugelige Knackzähne differenziert (Fig. 100, S. 103).

Gewöhnlich sind die Zahnbasen an den Knochen angewachsen, selten seitlich (pleurodont) wie bei manchen Eidechsen, meist basal (akrodont, Fig. 14, S. 11), wobei sie oft in mehr oder minder tiefen Gruben stehen, was zu den Gruppen überleitet, wo ihre Basis (Wurzel) in je einer Kiefergrube (Alveole) steckt, wie bei *Crocodilia* (Fig. 82, S. 80), †*Parasuchia*, †*Pterosauria*, †*Dinosauria*, †*Sauropterygia* (Fig. 70), vielen †*Theromora* und †*Ichthyosauria*. Die Zahl der Zähne wechselt sehr, gleichartige

kegelförmige pflegen sehr zahlreich zu sein. Der gewöhnlich häufige, niemals einmalige Wechsel findet dadurch statt, daß der junge, an der Basis des alten Zahnes entstandene Zahn diese zum Schwinden bringt und dann nachrückt. Alle die letztgenannten Gruppen haben lediglich auf den Kieferknochen Zähne in einer Längsreihe, nur bei wenigen †*Theromora* und †*Dinosauria* in mehreren (Fig. 85, S. 85). Fast nur bei den *Chelonia* fehlen auch diese, bei den anderen Reptilien: *Squamata*, *Rhynchocephalia* (Fig. 81, S. 79), †*Placodontia* (Fig. 100, S. 103) und †*Mesosauria*, aber auch bei manchen †*Theromora*, finden sich in der Regel auch akrodonte Zähne auf den Knochen der Gaumenreihe.



Fig. 71. †*Ichthyosaurus crassicostatus Theodori* (O. †*Ichthyosauria*, †*Ichthyosauridae*).

Oberer mariner Lias, Württemberg (aus E. Fraas 1891). *A* Vertikalschliff durch einen Zahn, 2/1. *B* Horizontalschliff durch die Basis, 8/1. Krone aus Dentin mit Schmelzkappe, in der Mitte einfache mit Kalkspath erfüllte Pulpahöhle, Basis Dentin und Pulpahöhle mit Radialfalten, außen und innen mit Knochen (Cement) umkleidet. Die Dentinröhrchen sind an den Originalen feiner als in der Figur.

Die vorderen und hinteren Endflächen der Wirbelkörper sind tief konkav (amphicöl) bis kaum konkav (platycöl) oder vorn oder hinten konvex und entsprechend konkav (opisthocöl oder procöl, Fig. 8, S. 6), selten innerhalb derselben Wirbelsäule wie bei manchen Schildkröten und †*Dinosauria*, in der Regel gleichartig innerhalb derselben Reptilgruppe. Selten, z. B. bei vielen *Rhynchocephalia*, sind ventral zwischen den Körpern *Intercentra* eingeschaltet. Die Neuralbogen sind häufig nicht fest mit den Körpern verschmolzen, z. B. bei den meisten *Crocodilia* und den †*Ichthyosauria*, und manchmal sind ihre Gelenke besonders kompliziert, z. B. bei sehr vielen *Squamata* (Fig. 78 und Fig. 79, S. 77). Die Regionen der Wirbelsäule

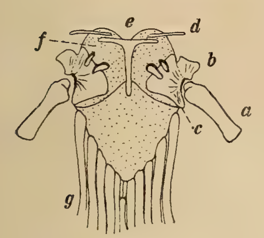


Fig. 72. †*Carsosaurus Marchesettii Kornh.* (U. O. *Lacertilia*, †*Aigialosauridae*).
Marine untere Kreide, Comen in Istrien (aus Nopcsa 1908). Brustgürtel von unten, $^1/_3$. *a Humerus*, *b Scapula*, *c Coracoideum* vorn mit Lücken, *d Clavicula*, *e Episternum*, *f* knorpeliges *Praecoracoideum* und *Sternum*, *g* ventrale Rippenteile (Sternalrippen).

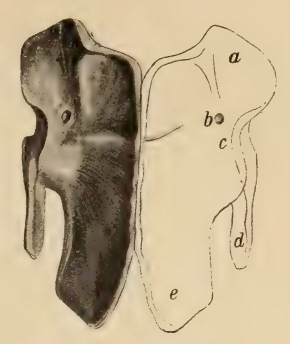


Fig. 73. †*Labidosaurus hamatus Cope* (U. O. †*Cotylosauria*).
Perm, Texas (aus Broili 1904). Becken von unten, $^1/_2$. *a Os pubis* mit *b Foramen obturatum* (*?pubicum*), *c* Gelenkpfanne für *Femur*, *d Ilium*, *e Ischium*.

sind bei Formen mit reduzierten Gliedmaßen, die dann auch kein Kreuzbein haben, nicht scharf geschieden, sonst aber meistens ziemlich deutlich. Die Zahl der Halswirbel und damit die Halslänge schwankt sehr (Fig. 99, S. 101 gegenüber Fig. 103, S. 106), Sacralwirbel sind zwei, bei manchen fossilen Gruppen, z. B. †*Pterosauria* (Fig. 91, S. 92), †*Dinosauria* und vielen †*Theromora*, auch mehr ausgebildet, und der Schwanz ist gewöhnlich lang und stark, selten wie bei den Schildkröten und manchen †*Pterosauria* (Fig. 92, S. 93) schwach. An fast allen präsacralen Wirbeln befinden sich Rippen, wovon die des Halses kurz und meistens zweiköpfig sind, die des Rumpfes ein- oder zweiköpfig und stets ziemlich lang (Fig. 1, S. 2), wobei manchmal die vorderen sich durch Zwischenstücke mit einem fast stets einfachen Brustbein verbinden können. Dieses ist selten breit, wie bei †*Pterosauria* (Fig. 91, S. 92), meistens nur knorpelig (Fig. 72), oder es fehlt ganz (Fig. 98, S. 100).

Die beiden Gürtel sind nur bei vielen *Squamata* zugleich mit dem Verlust der ganzen Extremitäten rückgebildet, der hintere ist auch bei einigen und bei den †*Ichthyosauria* sehr reduziert (Fig. 103 *A*, S. 106). Sonst aber pflegen die dorsalen Teile der Gürtel bei Landbewohnern, die ventralen bei schwimmenden Tieren stärker entwickelt zu sein. Am Brustgürtel sind außer den stets vorhandenen *Scapulae* und *Coracoidea*, welche das Schultergelenk bilden, bei gewissen †*Theromora* ebenso viele Knochen wie bei den †*Stegocephali* vorhanden: *Cleithra*, *Claviculae*, *Procoracoidea* und ein *Episternum* (Fig. 108, S. 110), meistens aber nur einige davon (Fig. 72). Bei Fehlen des Brustbeins und *Episternums* können die *Coracoidea* und *Procoracoidea* eine mediane Symphyse bilden (Fig. 98, S. 100).

Am Becken bilden in der Regel *Ilium*, *Ischium* und *Os pubis* das Hüftgelenk (Fig. 116, S. 119). Die *Ilia* sind bei Landbewohnern öfters längsgestreckt, z. B. bei †*Pterosauria* (Fig. 91, S. 92) und †*Dinosauria* (Fig. 119, S. 123), die *Ischia* sind bald breit, bald schlank und bilden sehr

häufig eine ventrale Symphyse, ebenso die vielgestaltigen *Ossa pubis* (Fig. 73). Diese umschließen oft mit den *Ischia* zusammen jederseits ein *Foramen ischiopubicum* (= *obturatum*, Fig. 113, S. 113), oft aber sind sie selbst von einem *Foramen pubicum* durchbohrt (Fig. 73). Manchmal erscheinen sie vom Hüftgelenk ausgeschlossen, z. B. bei *Crocodilia*, und bei †*Pterosauria* scheinen *Praepubes*-Knochen vorhanden zu sein (Fig. 91, S. 92).

Die freien Gliedmaßen dienen meist zum Gehen, wobei sich wie bei den Amphibien die Oberarme und Oberschenkel in ziemlich wagrechter Lage bewegen (Fig. 106, S. 109), so daß der Rumpf wenig über den Boden erhoben ist (Kriechtiere), doch wird von den meisten †*Dinosauria* vielfach angenommen, daß sie, und speziell die nur auf den Hinterbeinen gehenden, die Beine ähnlich wie Laufvögel oder Säugetiere aufgerichtet hatten (Fig. 118, S. 121 und Fig. 119, S. 123). Der *Humerus* ist übrigens recht verschieden gestaltet und an seinem Distalende weniger oft von einem *Foramen entepicondyloideum* (*ulnare*) wie bei wenigen †*Stegocephali*, z. B. bei *Rhynchocephali* und †*Theromora* (Fig. 104, S. 107), als von einem *Foramen ectepicondyloideum* (*radiale*), z. B. bei vielen Eidechsen, Schildkröten und *Rhynchocephali*, durchbohrt. Verknöcherte Hand- und Fußwurzelknochen sind in wechselnder Weise ausgebildet, öfters schließen sich die oberen Fußwurzelknochen eng dem Unterschenkel an, und meistens finden sich fünf bekrallte Zehen vor mit (I.) 2, (II.) 3, (III.) 4, (IV.) 5—4, (V.) 4—3 Gliedern (Fig. 74), seltener, z. B. bei den meisten Schildkröten und manchen †*Theromora* mit (I.) 2, (II.) 3, (III.) 3, (IV.) 4—3, (V.) 3—2. Manchmal ist nicht nur die Gliederzahl, sondern auch die der Zehen bis auf drei, z. B. bei vielen †*Dinosauria* (Fig. 119, S. 123), verringert, wobei zuerst die fünfte (laterale) schwindet. Bei den Meeresbewohnern werden gewöhnlich die langen Gliedmaßenknochen verkürzt, die Krallen fehlen, und die Zehen werden verlängert, bei Seeschildkröten durch Streckung, bei †*Mosasauria*, †*Ichthyosauria* und †*Plesiosauria* durch Vermehrung der sehr kurzen Glieder (Fig. 99, S. 101 und Fig. 103, S. 106). Eine eigenartige Spezialisierung zeigen endlich die Flugsaurier in der enormen Verlängerung des fünften Fingers als Flugfinger (Fig. 91, S. 92).

Wie schon aus der mannigfaltigen Art der Skelettbildungen hervorgeht, sind die Reptilien, die abgesehen von wenigen, lebendig gebärenden befruchtete Eier legen, sehr verschiedener Lebensweise angepaßt. Die große Mehrzahl bewegt sich jetzt kriechend, laufend oder schlängelnd auf dem Lande, z. T. auf Bäumen, so die Eidechsen, Schlangen und manche Schildkröten, manche leben amphibisch oder ganz im Süßwasser, so die Krokodilier und viele Schildkröten, wenige schwimmen im Meer, so mehrere Schildkröten und Schlangen, und fast alle sind Fleisch- oder Insektenfresser. Früher aber lebten außerdem stattliche, vier- und zwei-

beinige landbewohnende Raubtiere und Pflanzenfresser (†*Theromora* und †*Dinosauria*), wohl fischfressende Flugtiere (†*Pterosauria*) und zahlreiche im Meere, dem Schwimmleben in verschiedenartigster Weise angepaßt teils als Fisch- und Cephalopoden-, seltener wohl auch als Conchylienfresser (†*Mosasauria*, † *Ichthyosauria*, † *Plesiosauria*, †*Placodontia* usw.).

Zur Einteilung der Reptilien in Gruppen erweisen sich die Geschlechtsorgane und hornigen Teile fast nur bei den rezenten brauchbar; allgemein wichtig ist besonders die Beschaffenheit der Schläfenöffnungen, des Gaumens, des Brustgürtels und der Extremitäten, weniger die des Gebisses, der Wirbel und Rippen. Vor allem die je nach der Lebensweise verschieden ausgebildeten Skeletteile erlauben also zahlreiche größere Gruppen zu unterscheiden. Der Versuch aber, diese in erster Linie nach der ursprünglichen Anwesenheit von einem oder zwei Paar Schläfenlöchern in zwei Unterklassen *Synapsida* und *Diapsida* zusammenzufassen, ist noch nicht sicher zu begründen, weil sich einesteils manche ausgestorbene Gruppen nicht recht einfügen lassen, andernteils sich die wirkliche Verwandtschaft, respektive Trennung der meisten Gruppen noch nicht klarlegen läßt. Deshalb erscheint es am besten, die Ordnungen noch getrennt nacheinander zu behandeln. Im Kleineren spielen Details in der Wirbel- und Schädelausbildung und in den Extremitäten, den Zähnen und im Hautskelett eine Rolle. So lassen sich die zehn, sehr verschieden großen Ordnungen *Squamata*, *Rhynchocephalia*, *Crocodilia*, †*Parasuchia*, †*Dino-*

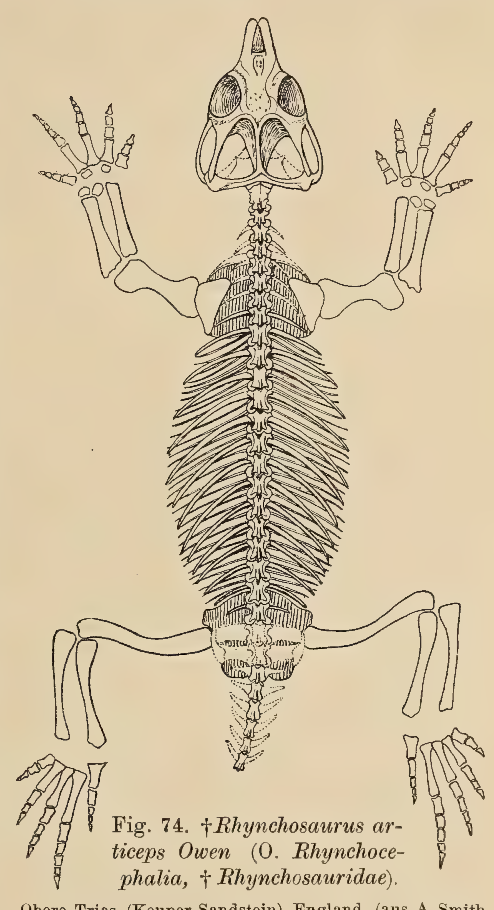


Fig. 74. †*Rhynchosaurus articeps Owen* (O. *Rhynchocephalia*, † *Rhynchosauridae*). Obere Trias (Keuper-Sandstein) England (aus A. Smith Woodward 1907). Skelettrekonstruktion von oben, $^1/_3$. Brust- und Beckengürtel nur schematisch angegeben. Bauchrippen unten zwischen den Rippen sichtbar.

sauria, †*Pterosauria*, *Chelonia*, †*Sauropterygia* nebst †*Placodontia* sowie †*Mesosauria*, †*Ichthyosauria* und †*Theromora* charakterisieren und in Familien usw. einteilen, wobei natürlich bei den nur fossilen so manches Wichtige nicht oder nur vorläufig und ungenügend festgestellt ist.

1. Ordnung: Squamata (= Lepidosauria).

Gestreckte, fast stets sehr langschwänzige Reptilien, die mit Hornschuppen und Schildern und nur bei manchen Eidechsen außerdem mit kleinen Hautknochen bedeckt sind, bilden die gegenwärtig formenreichste Ordnung, deren Angehörige allgemein verbreitet und fast alle Landbewohner sind.

Ihr Schädel, dessen kurze Nasengänge weit vorn liegen, zeichnet sich durch schlanke Knochen aus, durch die ein nicht geschlossener Gaumen und nur eine schmale Hintergrenze der Augenhöhle und obere Schläfenbrücke gebildet wird (Fig. 14, S. 11), die manchen Eidechsen und allen Schlangen fehlen. Ein Scheitelloch ist außer bei den Schlangen fast immer vorhanden. Das *Quadratum* ist im Gegensatz zu dem beinahe aller übrigen Reptilien nur bei wenigen Eidechsen sekundär unbeweglich, sonst gelenkig am Schädel befestigt (Fig. 75), ein *Os transversum* ist fast stets und dazu ein von dem *Parietale* zum *Pterygoideum* absteigendes *Epipterygoideum* außer bei den Schlangen und wenigen Eidechsen immer vorhanden.

Spitze Zähne sind den Kiefern und meistens auch manchen Gaumenknochen in je einer Längsreihe aufgewachsen (akrodont, Fig. 14, S. 11), bei den Eidechsen haben sie aber eine wechselnde Form und sind bei der Mehrzahl den Kieferrändern innen angewachsen (pleurodont).

Die in wechselnder und meist sehr großer Zahl vorhandenen Wirbel sind nur bei wenigen Eidechsen amphicöl, sonst procöl und haben neben den gewöhnlichen Gelenkfortsätzen an den Neuralbogen bei den Schlangen, einigen Eidechsen und †*Mosasauria* (= †*Pythonomorpha*) noch eine besondere, Zygosphen-Zygantrum genannte Gelenkverbindung (Fig. 78 und 79, S. 77). Sie tragen fast alle außer am Schwanz einköpfige Rippen. Nur die Eidechsen haben zwei Sacralwirbel und bloß wenige Eidechsen der Kreideformation mehr als neun Halswirbel. Die Gliedmaßen sind ursprünglich fünfzehige, bekrallte Gehfüße mit wohl entwickelten Gürteln, geraden, unverschmolzenen Röhrenknochen und bis 4—5 Zehengliedern. Öfters sind sie zum Schwimmen umgebildet und bei manchen Eidechsen und allen Schlangen sogar nebst ihren Gürteln rückgebildet.

Nach ihrer Ausbildung, sowie der des Schädels kann man drei Unterordnungen trennen und hier wieder nach Merkmalen des Schädels, der

Zähne, Zunge und im Detail auch der Hornschuppen zahlreiche Formen unterscheiden.

Bei der **Unterordnung *Lacertilia*,** der Eidechsen, sind zwar manchmal die Gliedmaßen völlig rückgebildet, nie aber das Brustbein (Fig. 72, S. 71), Kreuzbein und die Gürtel, wovon im hinteren die Scham- und Sitzbeine je eine Symphyse bilden. Die Symphyse der Unterkieferäste ist fest und ein Scheitelloch, sowie jederseits ein Schläfenbogen, *Os transversum* und *Epipterygoideum* allermeist wohl ausgebildet, auch sind die Zähne öfters mehrspitzig.

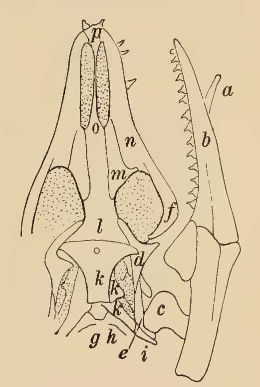


Fig. 75. †*Opetiosaurus Bucchichi Kornh.* (U. O. *Lacertilia*, † *Aigialosauridae*).
Untere marine Kreide, Lesina, Dalmatien (wenig geändert, aus Nopcsa 1903). Schädel platt gedrückt von oben mit rechtem Unterkieferast von außen, über $^1/_2$. *a* ? Zungenbeinstück, *b Dentale* des Unterkiefers mit akrodonten Zähnen auf Sockeln, *c Quadratum*, *d Postfrontale* mit *e Quadratojugale* die obere Schläfengrube und mit *f Jugale* die Augenhöhle begrenzend, *g Supraoccipitale*, *h Exoccipitale*, *i Squamosum*, *k Parietalia* mit Scheitelloch (*Foramen parietale*), *l Frontalia*, *m ? Praefrontale* (*? Lacrymale*), *n Maxilla*, *o Nasalia*, *p Praemaxillae*.

In die Familien der zahlreichen lebenden Boden- und Baumbewohner reihen sich fossile Formen ein, die allerdings meist nur auf Kiefer- und Schädelstücke, sowie Wirbel begründet sind, und die sich in Europa bis in den obersten Jura, in Nordamerika nur bis in die oberste Kreide zurückverfolgen lassen[1]). Erwähnenswert sind davon ein riesiger *Varanide* des Diluviums von Queensland und der prächtig erhaltene fragliche *Anguinide* † *Euposaurus* des obersten Jura von Frankreich, sowie Reste der gegenwärtig nur tropischen *Amphisbaenidae* im Oligocän Nordamerikas, endlich dürftige Reste von *Varanidae* und den jetzt fast nur amerikanischen *Iguanidae* und vor allem †*Placosaurus*, wohl ein *Helodermide* aus dem französischen Unteroligocän. Letzterer trägt auf dem Schädel Hautknochenplatten, die in Struktur und Form solchen von Gürteltieren völlig gleichen, also ein Beispiel äußerster Konvergenz bieten.

Dazu finden sich in der marinen oberen Kreide Englands und der unteren Istriens und Dalmatiens sehr gestreckte Formen von wenigen bis über 15 dm Länge, die in manchem *Varanidae* ähnlich, aber dem Leben im Meer angepaßt sind: die †*Dolichosauridae* mit kleinem Schädel, langem Hals und besonders kurzen Vorderfüßen und die nur unterkretazischen †*Aigialosauridae* mit größerem Schädel, kurzem

1) Ein Schädel aus der Trias Südafrikas ist zu dürftig und der auf S. 56 besprochene permische †*Lysorophus* zu fremdartig, um noch ältere Eidechsen festzustellen.

Hals und wenig reduzierten, gleichlangen Vorder- und Hintergliedmaßen (Fig. 72, S. 71 und Fig. 75).

Die vollständig marine **Unterordnung** ***†Mosasauria*** (= *† Pythonomorpha*), die $1^1/_2$ bis über 10 m lange Formen der oberen Kreide Europas, Nordamerikas, Neuseelands und wahrscheinlich auch Ägyptens und Nordbrasiliens umfaßt, unterscheidet sich von jenen durch viel vollkommenere Anpassung an ein Schwimmleben.



Fig. 76. *†Plioplatecarpus Marshi Dollo* (U. O. *†Mosasauria*, *†Mosasauridae*). Oberste marine Kreide (untere Maastricht-Stufe). Limburg in Belgien (aus Dollo 1904). Rechtes *Quadratum* von außen, $^1/_3$. *a* Gelenkfläche für das *Squamosum*, *b* für den Unterkiefer, *c* Öffnung für den Gehörknochen, *d* Ränder für das Trommelfell.

Dementsprechend ist hier das *Quadratum* eigentümlich gestaltet (Fig. 76), *Claviculae* und ein *Sacrum* fehlen, und die Gliedmaßen sind zwar verkürzt, aber ihre krallenlosen Finger können durch Vermehrung der Glieder von 4—5 bis zu 11—12 verlängert sein, so daß Ruderfüße ausgebildet sind, deren Tätigkeit wie bei den zwei letztgenannten Eidechsenfamilien durch die langer Ruderschwänze unterstützt wird. Die obere Schläfengrube, wie die mit *Sclerotica*-Plättchen versehene Augenhöhle sind stets knöchern umgrenzt, und ein Scheitelloch, *Ossa transversa* und *Epipterygoidea*, sowie spitze, meist kantige, auf Sockeln in Gruben befestigte Zähne sind stets vorhanden (Fig. 14, S. 11), das *Sternum* aber scheint nie zu verknöchern und die Beckenknochen immer schwach zu sein. Erwähnenswert ist, daß zwar *Nasalia* und *Praemaxillae* verschmolzen sind, die Unterkieferäste aber nicht, und daß sie in der Mitte der Länge eine Art Gelenk besitzen, so daß das Maul beim Verschlingen der wohl vor allem aus Fischen bestehenden Beute etwas erweitert werden konnte (Fig. 77).

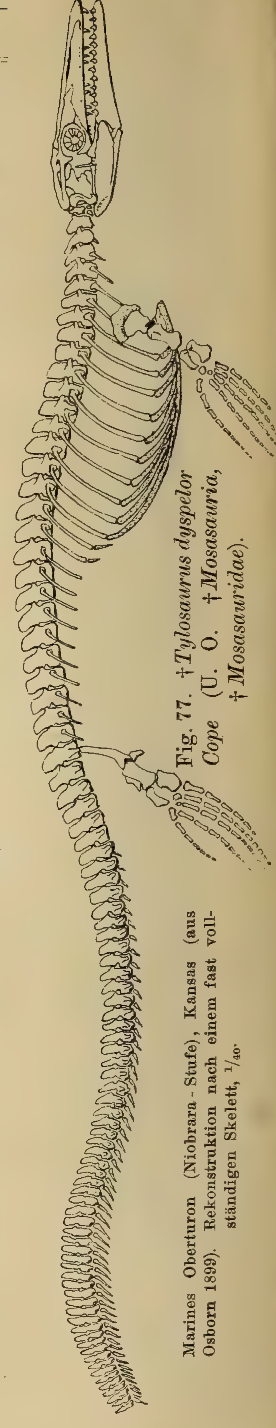


Fig. 77. *†Tylosaurus dyspelor Cope* (U. O. *†Mosasauria*, *†Mosasauridae*). Marines Oberturon (Niobrara-Stufe), Kansas (aus Osborn 1899). Rekonstruktion nach einem fast vollständigen Skelett, $^1/_{40}$.

Noch viel besser ist das durch Schlankheit der Knochen und lockere Verbindung der Kiefer und der *Quadrata* bei den Angehörigen der dritten **Unterordnung** ***Ophidia*** ermöglicht. Die Schlangen zeichnen sich ferner dadurch aus, daß ihrem kleinen Schädel das Scheitelloch, Schläfenbogen und *Epipterygoidea* fehlen, ebenso auch ein Brust-

und Kreuzbein und die Gliedmaßen bis auf schwache Reste der hinteren, die in einzelnen Fällen noch vorkommen. Zu ihrer schlängelnden Fortbewegung dienen ihnen lange Rippen, ihre Wirbel sind stets mit Zygosphen-Verbindung versehen, und von ihren akrodonten, spitzen Zähnen sind bei Giftschlangen im Oberkiefer einige mit einer Furche oder einem Kanal für das Gift ausgestattet.

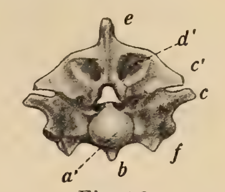


Fig. 78. † *Paleryx rhombifer* *Owen* (U.O. *Ophidia*, *Pythonidae*). Unteroligocän (Phosphorite) Quercy, Dép. Lot, Südfrankreich (Orig. pal. Samml. München). Wirbel von hinten, $^1/_1$. *a'* Körper hinten mit halbkugeliger Endfläche (procöl), *b* ventraler Körperfortsatz (*Hypapophyse*), *c* vorderer, *c'* hinterer Gelenkfortsatz, *d'* Zygantrum, *e* neuraler Dornfortsatz, *f* Querfortsatz mit Gelenkfläche für die Rippe.

Gegenüber den zahlreichen rezenten Formen fand man nur vereinzelte vollständigere Reste im Tertiär Europas, sonst hier wie in Nordamerika und Afrika fast nur zerstreute Wirbel, deren Bestimmung kaum eine sichere sein kann.

Darnach werden fast alle Fossilien in rezente Familien und sehr viele auch in noch lebende Gattungen eingereiht. Die ältesten der sehr seltenen Giftschlangen sind im Untermiocän von Mainz festgestellt, viel häufiger und auch im Alttertiär verbreitet sind ungiftige Schlangen, vor allem natürlich Wirbel so stattlicher Formen wie der *Boaeformia*, der Riesenschlangen, die sich im Tertiär Europas (Fig. 78), in dem Ägyptens, im Pliocän Indiens und im Alttertiär Nordamerikas und Patagoniens fanden.

Besonderes Interesse verdienen isoliert stehende, seitlich komprimierte Schlangen, die in eocänen Meeren lebten, so †*Archaeophis* aus dem Obereocän Venetiens wegen seiner fünfkantigen Zähne und enormen Wirbelzahl (über 550) und die großen, unter- bis ober-eocänen † *Palaeophidae* aus Ägypten, Venetien, Westeuropa und dem südöstlichen Nordamerika mit hohen, schmalen Wirbeln, (Fig. 79). Ist schon die Stellung dieser dürftig vertretenen Formen eine unklare, so sind die wenigen Reste aus der Kreide ganz unsicher und vielleicht z. T. zu †*Dolichosauridae* (siehe S. 75!) gehörig.

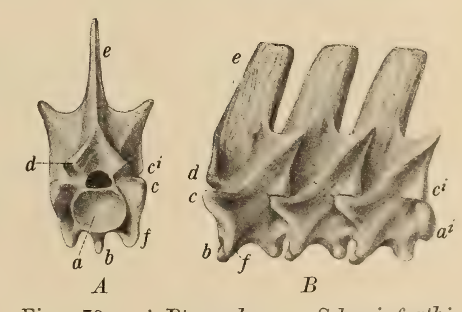


Fig. 79. † *Pterosphenus Schweinfurthi* *Andrews* (U. O. *Ophidia*, †*Palaeophidae*). Marines Obereocän (Kasr-es-Sagha-Stufe), Fajum, Ägypten (wenig abgeändert aus Janensch 1906). *A* Wirbel von vorn, $^1/_2$. *B* Drei Wirbel seitlich, $^1/_2$. Bezeichnungen wie in Fig. 78, nur *a* konkave vordere Endfläche, *d* Zygosphen.

2. Ordnung: Rhynchocephalia.

An die eidechsenartige einzige *Sphenodon*-Art Neuseelands schließen sich fossile Formen an,

die alle wie sie langgestreckt und außer mit Hornschuppen nur mit dreiteiligen Bauchrippen gepanzert sind und meistens ein Scheitelloch besitzen. Sie unterscheiden sich jedoch von Eidechsen durch den Besitz zweier Schläfengruben und fester *Quadrata*, bis zu denen der Hinterast der *Pterygoidea* reicht (Fig. 81). Ihre bei fossilen manchmal unpaare Nasenöffnung liegt vorn und die Choanen jederseits neben den *Vomera*. Die Zähne sind akrodont, selten in Alveolen festgewachsen, meist ungleichartig und nicht nur auf den Kiefern vorhanden, die Wirbel allermeist amphicöl, und in der Regel sind 25 präsacrale, 2 sacrale und zahlreiche caudale vorhanden. Die Rippen sind fast alle einköpfig, bei den fossilen Formen sind aber nie ihre queren Fortsätze, *Processus uncinati*, nachgewiesen, auch fehlen oft die bei *Sphenodon* ventral zwischen den Wirbelkörpern vorhandenen Intercentra und eines oder beide Nervenlöcher am Unterende des *Humerus*.

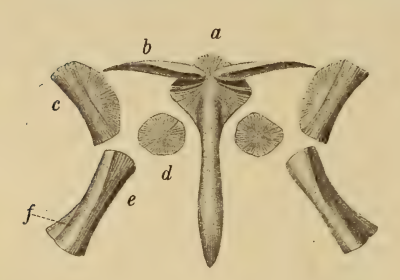


Fig. 80. †*Palaeohatteria longicaudata Credner* (1888). (O. *Rhynchocephalia*, †*Protorosauridae*).

Unteres Perm (Rotliegendes), Niederhäßlich bei Dresden. Rekonstruktion des Brustgürtels in einer Ebene, $^1/_2$. *a Episternum*, *b Clavicula*, *c* verknöcherter Teil der *Scapula*, *d* des *Coracoideum*, *e* des *Humerus* (dieser wohl verdreht), *f* wahrscheinlich Nervenloch.

Fossile Genera, Vertreter sehr kleiner Familien, kennt man bis in das Perm zurück. *Sphenodon* besonders nahe stehen die zierlichen †*Homaeosauridae* des obersten Jura und wohl auch der oberen Trias Europas, weniger die †*Rhynchosauridae* der letzteren und wohl auch Indiens, die eine einfache Nasenöffnung, zahnlose, schnabelartig herabgebogene *Praemaxillae* und bei einem Genus opisthocöle Wirbel haben (Fig. 74, S. 73). Die †*Proterosauridae* des europäischen Perms sind durch breite *Ischia* und †*Ossa pubis* stärker verschieden und im Schädelbau noch ungenügend bekannt, davon ist die kleine †*Palaeohatteria* (=? †*Haptodus*) durch schwache Verknöcherung (Fig. 80) und durch eine Ausbildung der Bauchrippen, die an Schuppen von †*Stegocephali* erinnert, bemerkenswert. Andere permische Formen sind zu dürftig vertreten, um sie bestimmen zu können.

Außerdem kommen im ältesten Tertiär Westeuropas, sowie in der obersten Kreide Nordamerikas die mehrere m langen, an das Leben im Süßwasser angepaßten †*Champsosauridae* vor, die ebenfalls ventral breite Beckenknochen haben, neben Gaumenzähnchen in Gruben befestigte Kegelzähne der Kieferränder besitzen und in ihren äußeren Nasenlöchern, die ganz vorn an der durch Maxillenverlängerung gestreckten Schnauze

liegen, sowie in der langen, festen Unterkiefer-Symphyse Gavial-artig erscheinen (Fig. 81). Vielleicht gehören auch die kleinen †*Acrosauridae* des obersten marinen Jura Mitteleuropas hierher, obwohl bei diesen sehr langgestreckten, wirbelreichen Formen, die nur schwache Gliedmaßen haben, keine unteren Schläfengruben nachgewiesen sind. Wahrscheinlich dürfte sich auch der mit ihnen vorkommende †*Sauranodon* an die *Rhynchocephalia* anreihen, obgleich seine oberen Schläfengruben klein sind und er zahnlose Kiefer und procöle Wirbel besitzt.

Endlich kann man nur mit Vorbehalt die stattlicheren, noch ungenügend bekannten †*Thalattosauridae* den *Rhynchocephalia* anfügen, da sie durch eine differenzierte Bezahnung auch von Gaumenknochen und durch die Lage der Nasenlöcher nahe vor den großen Augenhöhlen, also an der Basis der Schnauze, die durch Streckung der *Praemaxillae* und *Maxillae* verlängert ist, abweichen. Die auf die obere Trias Kaliforniens beschränkten zwei Genera waren offenbar dem Leben im Meere angepaßt, besonders im Bau ihrer Gliedmaßen, die denen triasischer †*Ichthyosauria* etwas gleichen.

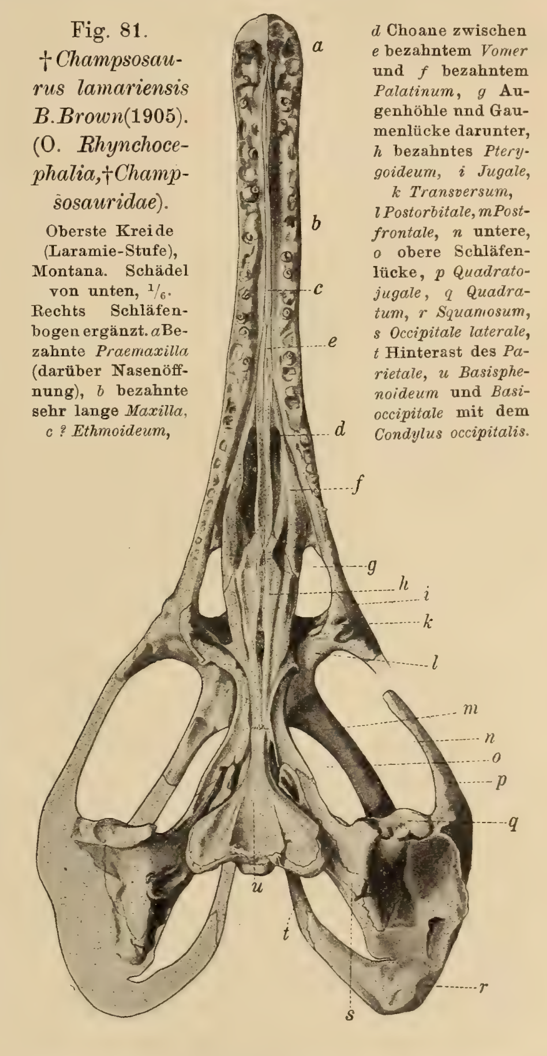


Fig. 81. †*Champsosaurus lamariensis* *B. Brown* (1905). (O. *Rhynchocephalia*, †*Champsosauridae*). Oberste Kreide (Laramie-Stufe), Montana. Schädel von unten, 1/6. Rechts Schläfenbogen ergänzt. *a* Bezahnte *Praemaxilla* (darüber Nasenöffnung), *b* bezahnte sehr lange *Maxilla*, *c* ? *Ethmoideum*, *d* Choane zwischen *e* bezahntem *Vomer* und *f* bezahntem *Palatinum*, *g* Augenhöhle nnd Gaumenlücke darunter, *h* bezahntes *Pterygoideum*, *i* *Jugale*, *k* *Transversum*, *l* *Postorbitale*, *m* *Postfrontale*, *n* untere, *o* obere Schläfenlücke, *p* *Quadratojugale*, *q* *Quadratum*, *r* *Squamosum*, *s* *Occipitale laterale*, *t* Hinterast des *Parietale*, *u* *Basisphenoideum* und *Basioccipitale* mit dem *Condylus occipitalis*.

3. Ordnung: Crocodilia.

Die wenige dm bis über 10 m langen Krokodilier sind zwar Eidechsen ähnlich, ihr fest gefügter Schädel hat aber wie bei den *Rhynchocephalia* ein unbewegliches *Quadratum* und zwei Schläfengruben, von welchen die obere fast nur bei geologisch älteren Formen groß (Fig. 83, S. 82), bei manchen rezenten ganz verkümmert ist und die untere von der Augenhöhle bei geologisch jüngeren Genera oberflächlich unvollkommen abgegrenzt ist.

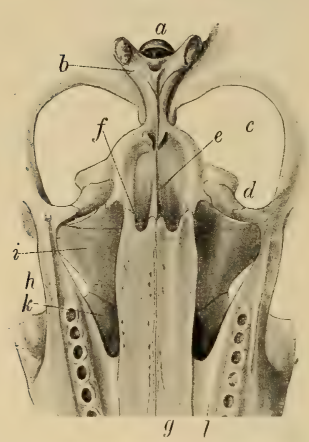


Fig. 82. † *Metriorhynchus brachyrhynchus Deslongch.* (O. *Crocodilia*, †*Metriorhynchidae*).
Grenzschicht vom mittleren und oberen marinen Jura (Oxford Ton), Peterborough, England (abgeändert aus Leeds 1908). Rekonstruktion der Unterseite der hinteren Schädelhälfte. Stark verkleinert. Die *Maxillae* sind etwas medianwärts verschoben, um sie und die Jochbogen zu zeigen. *a Condylus occipitalis*, *b* vermutetes Hinterende der *Pterygoidea* unten auf dem *Basisphenoid*, *c* Schläfenloch, *d* Querbrücke vom *Pterygoideum* über das *Transversum* zum *Jugale*, *e Vomer*-Hinterende inmitten der Grube der *Pterygoidea*, *f* innere Nasenlöcher (Choanen) am Hinterende der median zusammenstoßenden *Palatina g*, *h* Augenhöhle, *i Frontale*, *k Praefrontale* (? *Lacrymale*), *l Maxilla* mit Zahnalveolen.

Die Schnauze, die durch Vergrößerung der *Maxillae* sehr lang werden kann, trägt die meistens unpaare Nasenöffnung ganz vorn, während die vereinigten Choanen infolge der Ausbildung eines langen, geschlossenen, knöchernen Gaumendaches in der Mediane hinter den *Palatina* (Fig. 82), bei rezenten bis kretazischen Genera sogar hinter den *Pterygoidea* liegen. Letztere verbindet jederseits ein *Transversum* mit den *Maxillae*, die wie die *Praemaxillae* und *Dentalia* allein je eine Längsreihe der kegelförmigen in Alveolen steckenden Zähne tragen (Fig. 82).

Die Wirbel sind procöl, bei jurassischen und wenigen kretazischen Genera aber amphicöl. In der Regel sind etwa 9 Hals-, 15 Rücken-, 2 Kreuzbein- und 40—50 Schwanzwirbel ausgebildet, die an Hals und Brust zweiköpfige, zuletzt einköpfig werdende Rippen tragen. Die Brustrippen reichen mit knöchernen *Costosternalia* zum knorpeligen *Sternum*, auf dem ein knöchernes *Episternum* liegt, und an das die festen *Coracoidea* anstoßen, während *Claviculae* fehlen. Im Beckengürtel bilden die breiten *Ilia* und *Ischia* eine durchbrochene Gelenkpfanne für den Oberschenkel und letztere eine Symphyse, während die *Ossa pubis* rudimentär und durch spatelförmige *Praepubes* ersetzt zu sein scheinen. Die zum Schwimmen und meistens auch zum Gehen dienenden Beine sind in der Regel gestreckt und die hinteren länger. Die *Fibula* ist nicht schwach, und vorn sind 5, hinten 4 bekrallte

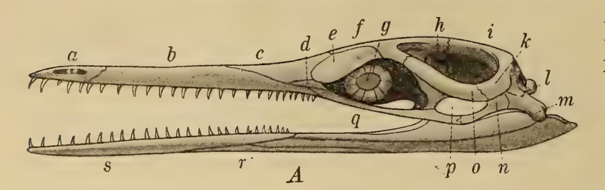
Zehen wohl ausgebildet, vorn mit 2, 3, 4, 5, 4, hinten mit 2, 3, 4, 4, 0 Gliedern an der ersten bis fünften Zehe. Der Körper ist nicht nur durch Horn, sondern in der Regel auch durch Reihen von dorsalen, oft auch ventralen Knochenschildern geschützt, deren Außenfläche wie die der Schädeldeckknochen grubig ist. Außerdem sind noch Bauchrippen entwickelt (Fig. 1, S. 2).

Diese Raubtiere bewohnen jetzt nur das Süßwasser tropischer und subtropischer Gegenden. Zu ihrer Einteilung dient vor allem die Länge der Schnauze und der stets festen Symphyse, ob die *Nasalia* die Nasenöffnung erreichen oder nicht, die Lage der inneren Nasenöffnungen, auch die Gestalt der Wirbelkörper und die der Gliedmaßen; mehr im kleinen auch die Größe der Schläfengruben, der Panzer und endlich die Zahl und Ausbildung der Zähne, sowie die relative Größe der Schädelöffnungen. Fast überall findet man aber Übergänge und Ausnahmen, so daß man nur kleine Familien trennen kann.

Die wenigen rezenten, lang- und kurzschnauzigen Formen lassen sich in Indien bis in das Pliocän, in Nordafrika bis in das Mitteleocän, in Nordamerika sowie in Europa vom Pliocän an sogar bis in die obere Kreide zurückverfolgen, hier wie im Mittel- und Alttertiär von nahe verwandten ausgestorbenen Genera begleitet, z. B. †*Diplocynodon* im Tertiär Europas und Nordamerikas.

Kurzschnauzige Formen, die z. T. nur wenige dm lang und teils stark († *Goniopholidae*), teils sehr schwach († *Alligatorellidae*, Fig. 1, S. 2) gepanzert und dann marin sind, welche platte oder konkave Wirbelendflächen und von den *Pterygoidea* zwar begrenzte, aber unten nicht überdachte Choanen haben, fand man in der unteren Kreide und im obersten Jura Europas und wohl auch Nordamerikas, sowie in fraglichen Kreideschichten Südamerikas. Ähnliche, aber langschnauzige kommen daneben in Grenzschichten von Jura und Kreide Westeuropas und vielleicht vereinzelt auch in der oberen Kreide Nordamerikas und dem marinen, untersten Tertiär von Tunis vor († *Pholidosauridae*).

Außerdem sind rein marine, langschnauzige, bis 6 m lange Krokodilier vorhanden, alle mit platten oder konkaven Wirbelendflächen, sehr weiten, oberen Schläfengruben, den Choanen am Hinterrande der *Palatina* und mit stark verkürzten Vordergliedmaßen (Fig. 82 und 83). Davon kennt man die stark gepanzerten † *Teleosauridae* vereinzelt aus dem mittleren Jura Madagaskars, nicht selten aus dem Jura Europas vom oberen Lias an, und aus mittlerem und oberem Jura sowie der untersten Kreide Europas auch die †*Metriorhynchidae*, ungepanzerte, kurzhalsige Tiere mit Flossenfüßen und einem †*Ichthyosaurus*-ähnlichen Ruderschwanz (Fig. 83).



Erstere waren offenbar nur Küstenbewohner, die letzteren aber gute Schwimmer.



Fig. 83. † *Geosaurus suevicus E. Fraas* (1902) (O. *Crocodilia*, † *Metriorhynchidae*).

Oberster mariner Jura, Nusplingen, Württemberg. *A* Schädel rekonstruiert seitlich, $^1/_6$. *a* Bezahnte *Praemaxilla* mit Nasenloch, *b* bezahnte lange *Maxilla*, *c Nasale*, *d Lacrymale*, *e Praefrontale*, *f Frontale*, *g Orbita* mit *Sclerotica*-Ring, *h* weites oberes Schläfenloch, *i Parietale*, *k Squamosum*, *l Condylus occipitalis*, *m Quadratum*, *n Quadratojugale*, *o Postfrontale*, *p* unteres Schläfenloch, *q Jugale*, *r Spleniale*, *s* bezahntes *Dentale*. *B* Linke Vorder- und Hinterextremität rekonstruiert, $^1/_3$. *a Humerus*, *b Radius*, *c Ulna*, alle drei sehr verkürzt, *d Carpalia*, *e Metacarpale* und die zwei Glieder des ersten Fingers, *f Femur*, *g Tibia*, *h Fibula*, *g* und *h* verkürzt, *i Tarsalia*, *k* gestrecktes *Metatarsale* des ersten Fingers, fünfter Finger rudimentär, die andern sehr gestreckt.

4. Ordnung: † Parasuchia.

In Süßwasserablagerungen der Trias finden sich mehrere dm bis einige m lange Reptilien, die Krokodiliern gleichen und wohl wie sie lebten. Sie haben nämlich fast alle einen Panzer aus Längsreihen von skulpturierten Knochenplatten, Bauchrippen, zwei Schläfenlöcher, Kegelzähne in Alveolen der Kieferränder, eine feste und lange Symphyse der mit Lücken versehenen Unterkiefer, schwach amphicöle Wirbel, fast stets zwei Sacralwirbel, zweiköpfige Rippen und endlich fünfzehige Gehfüße.

Sie gleichen jedoch in wichtigen Teilen des Skeletts viel mehr *Rhynchocephalia*, vor allem in der Lage der Choanen neben den *Vomera* des nicht geschlossenen Gaumens, in den fast nie weit davor liegenden, stets paarigen Nasenlöchern, in der Ausbildung wohl entwickelter *Claviculae*, eines *Episternum* und von drei plattigen Beckenteilen, die zusammen das Hüftgelenk bilden. Manche besitzen auch ein Scheitelloch. Endlich liegt vor der Augenhöhle wie allerdings auch bei einigen jurassischen Krokodilen ein Schädeldurchbruch, und wenn die Schnauze verlängert ist, erfolgt dies im Gegensatz zu den *Crocodilia* und † *Champsosauridae* wie bei den † *Ichthyosauria* durch Streckung der *Praemaxillae* (Fig. 84).

Nach der Ausbildung der Nase und der Schnauze unterscheidet man zwei kleine Unterordnungen. Die **† *Aëtosauria*** sind in der oberen Trias Württembergs und Schottlands und wahrscheinlich auch der Vereinigten Staaten von Nordamerika und in der Trias Südafrikas durch $^1/_2$ bis 2 m

lange Formen mit kurzer, öfters sehr spitzer Schnauze vertreten. Ihre Nasenlöcher und wohl auch Choanen liegen weit vorn, und die Augenhöhlen sind sehr groß. Die Gruppe ist aber wohl eine unnatürliche, denn bei †*Aëtosaurus* selbst fand man nur eine Schläfengrube und keine Bauchrippen, bei einer andern Gattung die Choanen in der Mitte der Schädellänge, und bei dem noch ungenügend bekannten, sehr großen, südafrikanischen †*Erythrosuchus* zeigen vor allem die Extremitäten Abweichungen.

Die ***†Phytosauria*** (= ***†Belodontia***) sind nicht nur in der oberen Trias Württembergs und Englands, in der unteren von Anhalt und in der Trias Nordamerikas, sondern wohl auch Indiens durch mehrere m lange, sich nahe stehende Genera vertreten. Bei ihnen sind die *Praemaxillae* stark verlängert, die Nasenlöcher liegen jedoch über den Präorbitaldurchbrüchen, also fast über den Choanen, und die oberen Schläfengruben sind fast stets hinten nur unvollkommen begrenzt (Fig. 84).

Die Ausbildung ihrer Schnauze und der fast vertikal zum Schädeldach aufsteigenden Nasengänge erinnert an Zahnwale wie die *Platanistidae* (Fig. 230, S. 283), welchen sie wohl insofern in der Lebensweise ähnlich waren, als sie wahrscheinlich im Süßwasser Fischen nachjagten.

5. Ordnung: †Dinosauria.

Eine sehr formenreiche, für die mesozoischen Festländer charakteristische Gruppe bilden die meist stattlichen Dinosaurier. Ihr relativ kleiner Schädel ist ziemlich leicht gebaut und deshalb nur sehr selten erhalten (Fig. 69, S. 67). An der nie sehr langen Schnauze liegen die zwei Nasenlöcher fast stets weit vorn, zwischen ihnen und den Augenhöhlen befinden sich jederseits ein bis drei Präorbitallücken und hinter jenen je eine obere und untere, durch nicht sehr breite Spangen umgrenzte Schläfenöffnung, ein Scheitelloch fehlt aber. Die

Fig. 84. †*Mystriosuchus planirostris E. Fraas* (O. †*Parasuchia*, U. O. †*Phytosauria*).

Obere Süßwasser Trias (Stubensandstein) Württemberg (aus MacGregor 1906). Schädel von oben, $^1/_6$. *a* Sehr lange bezahnte *Praemaxilla*, *b* bezahnte *Maxilla*, *c* äußeres Nasenloch über dem inneren, *d* präorbitale Lücke, *e Nasale*, *f Praefrontale*, *g Lacrymale*, *h* Augenhöhle, darunter *Pterygoideum* und *Transversum* sichtbar, *i Frontale*, *k Jugale*, *l Postfrontale*, *m* seitliches Schläfenloch, *n Postorbitale*, *o Quadratojugale*, *p Squamosum*, *q* oberes Schläfenloch, *r Condylus occipitalis*, *s Supraoccipitale*, *t Parietale*, *u Opisthoticum*.

Maxillae sind groß, die stielförmigen *Quadrata* manchmal fast wie bei den *Squamata* beweglich (Fig. 119, S. 123), in der Regel allerdings fest am Schädel. An seiner nur äußerst selten bekannten Unterseite liegen die durch sehr schmale *Vomera* getrennten Choanen nicht weit hinten, und hinter ihnen folgen sehr große, breite *Pterygoidea*, neben welchen sich *Palatina*, *Transversa*, ja auch *Epipterygoidea* nachweisen lassen. Der Schädel ist also dem der †*Parasuchia* und *Rhynchocephalia* am ähnlichsten.

Die gewöhnlich nicht zahlreichen Zähne befinden sich in Alveolen, bei der Familiengruppe der †*Ornithopodidae* aber z. T. in Rinnen der *Dentalia*, *Maxillae* und außer bei den †*Ornithischia* auch der *Praemaxillae*. Ihre Kronen sind in der Regel gleichartig, entweder seitlich platte Kegel mit scharfem Vorder- und Hinterrand oder spatel- bis löffelförmig und dann mit meist gesägten Rändern sowie häufig stark abgekaut (Fig. 85 und 86).

Der Hals und besonders der Schwanz ist gewöhnlich lang, genaue Wirbelzahlen sind zwar selten bekannt, doch dürften über 20—30 präsacrale, 3—6, selten 2—10 sacrale und bis über 70 caudale die Regel bilden. Besonders die vorderen sind am häufigsten opisthocöl, die hinteren aber gewöhnlich amphicöl bis platt, seltener vorn im Schwanz auch procöl (Fig. 8, S. 6); somit können hie und da alle diese Arten der Körper in einer Wirbelsäule vertreten sein, wie es übrigens auch bei Schildkröten vorkommt. Bemerkenswert ist die oft unvollkommene Verknöcherung der Körper und der sehr häufig komplizierte Bau der Neuralbogenteile. Die Rippen aber sind konstant zweiköpfig.

Im Brust- und Beckengürtel sind die dorsalen Teile stark entwickelt, im ersteren also das gestreckte Schulterblatt, welches häufig mit dem kleinen, plattenförmigen *Coracoideum* eng verbunden ist (Fig. 87). Außer bei den †*Theropoda* scheinen dann zwar meist verknöcherte Brustbeinteile vorhanden zu sein, weitere Knochen sind aber nirgends nachgewiesen.

Die stets längsgestreckten *Ilia* besitzen vor und hinter der Hüftgelenkpfanne je einen Fortsatz für die *Ossa pubis*, die nach unten, vorn und innen, und für die *Ischia*, die nach unten, hinten und innen als sehr gestreckte Knochen ragen und in der Regel je in einer Symphyse unten median zusammenstoßen (Fig. 87). Nur bei den †*Ornithischia* verhalten sich die *Ossa pubis* abweichend.

Die gestreckten Beinknochen sind oft hohl und die vorderen in der Regel erheblich kürzer als die hinteren. Unter den wenigen verknöcherten Hand- und Fußwurzelteilen ist der *Talus (-Astragalus)* erwähnenswert, weil er sich meistens an die *Tibia* anschließt. Die erste und fünfte Zehe ist nicht selten rudimentär, die mittleren können 4—5, manchmal aber

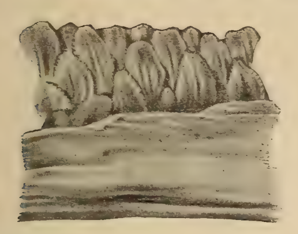


Fig. 85. †*Iguanodon bernissartensis Boulenger* (U.O. †*Ornithischia*, †*Ornithopodidae*).
Unterste Kreide (Wälder-Stufe), Bernissart, Belgien (aus Dollo 1883). Unterkieferstück von innen, 1/6. Die dünne Innenwand ist oben weggebrochen, so daß man die nachschiebenden, am Rande gezähnelten Ersatzzähne sieht.

auch nur je ein Zehenglied besitzen, und die Endglieder sind zwar meist Krallen, öfters aber auch hufartig gestaltet (Fig. 87 und 118, S. 121).

Bauchrippen endlich sind nur zuweilen nachgewiesen, dafür bei mehreren Genera dorsale, knöcherne Platten oder Stacheln (Fig. 118, S. 121).

Die Dinosaurier waren, nach diesem Bau und ihrem Vorkommen zu schließen, offenbar Land- und z. T. wohl auch Süßwasserbewohner, die sich in der Mehrzahl auf den zwei Hinterbeinen wie Laufvögel oder eher wie Kängurus mit dem starken Schwanz als Gleichgewichtsorgan schreitend und hüpfend fortbewegten und hierbei den Kopf ziemlich senkrecht zur Halswirbelsäule trugen (Fig. 119, S. 123). Ein Teil bewegte sich aber auf allen Vieren fort und meist wohl ziemlich schwerfällig (Fig. 88).

Vor allem nach der Ausbildung der Kiefer und Zähne, des Beckens und der Beine unterscheiden sich ziemlich scharf die drei Unterordnungen, von welchen jede ungefähr ein halbes Dutzend Familien umfaßt. Die relative Länge der Beine, die Gestaltung der Wirbel und der Zähne werden im Kleinen vor allem systematisch verwertet, schon weil diese Teile noch am häufigsten bekannt sind. Schädel und vollständige Skelette sind nur von wenigen Genera gefunden, die meisten also nur auf höchst unvollkommene Reste begründet.

Die mehrere dm bis einige m langen **†*Theropoda*** lebten offenbar räuberisch, wie ihre spitzen Zähne und ihre scharfen Krallen beweisen. Sie waren wohl recht beweglich, denn ihr Skelett ist häufig dadurch erleichtert, daß die Wirbelkörper und vor allem die langen Beinknochen Hohlräume enthalten. Der allzu selten gut erhaltene Schädel zeigt stets jederseits ein bis zwei größere Präorbitallücken, auch der Unterkiefer, welcher nur einen recht schwachen Kronfortsatz hat, besitzt eine Lücke (Fig. 69, S. 67).

Am Becken, das an drei bis fünf Kreuzbeinwirbeln

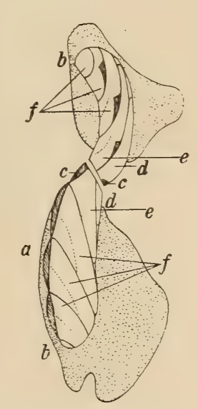


Fig. 86. †*Trachodon Leidy* (U.O. †*Ornithischia*, †*Ornithopodidae*).
Mittlere Oberkreide, Nordwest-Territorium, Kanada (aus Osborn und Lambe 1902). Schematischer verkleinerter Querschnitt durch Ober- und Unterkiefer mit abgekautem Pflanzenfressergebiß. *a* Innenseite, *b* Foramen, *c* Schmelzlage der Zähne, *d* stark, *e* etwas abgenutzter Zahn, *f* Ersatzzähne.

befestigt ist, bilden die schlanken *Ossa pubis* vorn, die *Ischia* hinten eine mediane Symphyse. Die Beine waren wohl nur bei einigen primitiveren Genera der Trias zum Laufen auf vier Beinen, etwa nach Art der Krokodile, eingerichtet, in der Regel sind die vorderen sehr kurz, und es ist die erste und fünfte Zehe rudimentär, so daß die große Mehrzahl praktisch dreizehig und zweibeinig war (Fig. 87 und 117, S. 120). Bauchrippen sind öfters nachgewiesen, dagegen, wie bei wehrhaften und beweglichen Raubtieren begreiflich, kein Panzer.

In der Kreide-, Jura- und oberen Triaszeit waren die meistens stattlichen Tiere womöglich universell verbreitet, denn, abgesehen von polaren Gegenden, von Asien außer Vorderindien und von Neuseeland, fand man in allen möglichen Binnenablagerungen ihre allerdings meist recht unvollständigen Reste. Die wohl ältesten und sehr dürftigen sind, wahrscheinlich eingeschwemmt, in den Schichten des mitteltriasischen Binnenmeeres von Europa nachgewiesen.

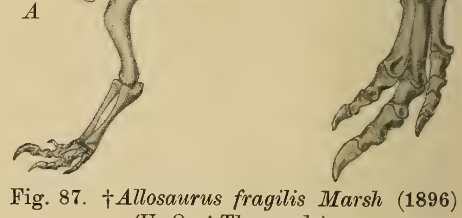


Fig. 87. †*Allosaurus fragilis Marsh* (1896) (U. O. †*Theropoda*).

Unterste Kreide (Como-Schichten), Colorado. Rekonstruktion der linken Vorder- und Hintergliedmaßen *A* und *B*, $^1/_{24}$. Am Hinterfuß ist wohl noch eine kleine erste Zehe vorhanden gewesen.

Bei der weniger umfangreichen Unterordnung der † ***Sauropoda*** sind die Wirbel und das Becken nicht wesentlich von denen der vorigen verschieden. Erstere sind in der Regel mit Hohlräumen versehen, es finden sich 4—5, selten 3 oder 6 Kreuzbeinwirbel und öfters auch procöle Schwanzwirbel (Fig 8, S. 6). Der relativ kleine Schädel besitzt in der Regel nur je eine Präorbitallücke, seine Hirnhöhle ist beträchtlich kleiner als der im Kreuzbein ungewöhnlich weite Rückenmarkskanal. Wichtiger ist, daß die Zähne, die öfters nur im vorderen Teil der Kiefer vorhanden sind, eine Spatel- oder Stiftform haben, daß Brustbeinteile verknöchert, und daß die Beinknochen nie hohl sind.

Vor allem sind auch die Vorderbeine nie viel kürzer als die hinteren und wie sie fünfzehig, wobei öfters nur die innerste Zehe eine Kralle

trägt, die andern unter Reduktion der Zahl der kurzen Glieder nur eine Art Hufe besitzen (Fig. 88).

Offenbar waren es schwerfällige Tiere, die wohl als amphibische Sumpfbewohner weiche Pflanzen oder kleine Wassertiere fraßen und sich auf allen Vieren fortbewegten. Doch wird speziell bei der am besten bekannten Gattung †*Diplodocus,* die als Ausnahme die Nasenlöcher weit hinten vor dem Scheitel hat, noch sehr bestritten, ob sie entgegen der Norm der Reptilien so steil gestellte Beine hatte, wie sie in der Regel nach Art schwerfälliger Säugetiere rekonstruiert wurden.



Fig. 88. †*Brontosaurus excelsus Marsh* (U. O. †*Sauropoda*). Unterste Kreide (Como-Schichten), Wyoming. (Nach einer Skelettrekonstruktion im American-Museum in New York.) Skelett, $1/_{25}$. Es ist strittig, ob die Beine in Reptilstellung oder ähnlich wie bei Elephanten aufrecht gestreckt waren.

Unter den mindestens mehrere m langen Tieren kommen in der älteren Kreidezeit die gewaltigsten aller bekannten Binnenbewohner vor, die bis über 20 bis 30 m Länge erreichten und deren Oberarm mehr als 2 m lang werden konnte.

Die jüngsten, recht dürftigen Reste kennt man aus fraglichen, jüngsten Kreideschichten Patagoniens, ebenfalls recht unvollständige aus der oberen Kreide von Ägypten, Madagaskar und Vorderindien und vielleicht auch von Südfrankreich. In der untersten Kreide Nordamerikas und wahrscheinlich auch Deutschostafrikas dagegen kommen die reichlichsten und bisher besten Reste vor, in der Englands weniger. Im oberen Jura wiederum fand man fast nur in England und Frankreich Skeletteile, doch beweisen dürftige Reste im mittleren Jura von West-

europa, Utah und Madagaskar, daß die Gruppe schon damals sehr weit verbreitet war.

Dagegen kennt man, abgesehen von noch unbeschriebenen und daher fraglichen Resten aus der unteren Kreide Deutschostafrikas, nur aus Westeuropa und Nordamerika Reste von Angehörigen der dritten **Unterordnung** **†*Ornithischia*** (= *Orthopoda* oder *Praedentata*). Es sind stattliche, bis über 10 m lange Pflanzenfresser, die wohl eine Art Hornschnabel besaßen, denn die Zwischenkiefer sind fast nie bezahnt, und vor der Symphyse der Unterkiefer ist ein kahnförmiger Knochen, das für sie charakteristische *Praedentale*, vorhanden. Dahinter stecken in Alveolen oder in einer Rinne der *Maxillae* und *Dentalia* Zähne, die in der Regel

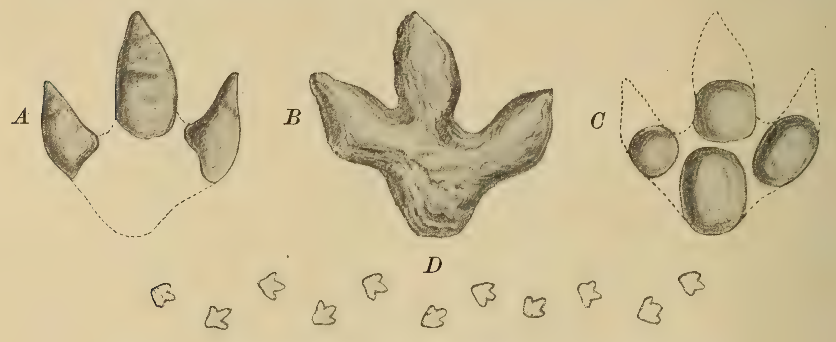


Fig. 89. †*Iguanodon* (U. O. †*Ornithischia*, †*Ornithopodidae*).

Unterste Kreide (Wälder-Stufe). Hastings, England und Rehburg bei Hannover (abgeändert aus Dollo 1905 und Struckmann 1880). *A* Fährte, $^1/_{16}$, wahrscheinlich bei raschem Lauf nur auf den Zehen, *B* Fährte, $^1/_{16}$, wahrscheinlich bei langsamem Schreiten auf dem ganzen Fuß, *C* Fährte, $^1/_{16}$, wahrscheinlich Ruhestellung auf Zehen- und Fußballen, wobei auch der Schwanz auf dem Boden auflag. *D* Reihe der 2. Fährtenart, $^1/_{12}$ (aus Beckles 1854), jede ungefähr 20 cm lang und 45 von der nächsten entfernt.

seitlich platt und am Vorder- und Hinterrand gezähnelt sind, stark abgekaut wurden und manchmal in mehreren Generationen gleichzeitig, also ähnlich wie im Kaupflaster gewisser Rochen, funktionierten. Der starken Kaufunktion entsprechend ist außer bei den †*Stegosauria* hier auch der Kronfortsatz des Unterkiefers sehr hoch (Fig. 85, 86, S. 85 und Fig. 90).

Der Schädel zeigt jederseits höchstens eine selten große Präorbitallücke. Nur die vorderen Wirbel der †*Ornithopoda* sind opisthocöl, sonst sind die Körperendflächen konkav oder platt, an vorderen Schwanzwirbeln ausnahmsweise hinten auch konvex (procöl). Die Zahl der Kreuzbeinwirbel kann von vier bis auf zehn steigen.

Sehr charakteristisch sind die *Ossa pubis*, die gewöhnlich keine Symphyse haben und einen meist langen, schlanken Fortsatz, das *Post-*

pubis, dem *Ischium* parallel nach hinten entsenden. Das Becken gleicht dadurch sehr dem der Vögel (Fig. 127, S. 140), nur entspricht dort dem *Os pubis* der *Processus pectinealis*, und das *Os pubis* wird ontogenetisch in die Richtung des *Postpubis* gedreht, so daß nur ein eigenartiger Fall von Konvergenz wohl infolge ähnlicher Fortbewegung auf den Hinterbeinen vorliegt (Fig. 119, S. 123).

Aber nur bei der Familiengruppe der †*Ornithopoda* steht der Schädel wie bei den Vögeln ungefähr rechtwinkelig zum Hals, und die praktisch dreizehigen, bekrallten oder behuften Hinterbeine trugen allein den Körper, während die kurzen, fünf- bis vierfingerigen Vorderextremitäten eher zum Greifen oder auch zur Verteidigung dienten. Auch hier sind manchmal die langen Beinknochen hohl. Zu †*Iguanodon,* von dem man prächtige Skelette in der untersten Kreide Belgiens fand (Fig. 119, S. 123), gehören wahrscheinlich dreierlei Fähr-

Fig. 90. †*Triceratops serratus Marsh* (U. O. †*Ornithischia*, †*Stegosauridae*). Oberste Kreide (Laramie-Stufe), Wyoming.

A Schädel seitlich, 1/16 (aus Hatcher und Lull 1907). *B* Zweiwurzeliger Oberkieferzahn von hinten, 1/2 (aus Marsh 1896). *C* †*Triceratops flabellatus Marsh sp.* (1896). Oberste Kreide (Laramie-Stufe), Lance Creek, Wyoming. Schädel von oben, 1/20. *a* Rostralknochen. *b* Nasenbein vorn mit Horn, *c* Stirnbeinhorn, *d* Steinkern der sehr kleinen Hirnhöhle, *e* oberes Schläfenloch, *f* *Squamosum* und *g* *Parietale* (? *Postparietale*) nach hinten verlängert.

ten, die dafür sprechen, daß die Tiere bei der Ruhe sich auf die Zehenballen und den Schwanz stützten, beim Schreiten mit dem ganzen Fuß auftraten, bei raschem Lauf aber nur mit den Spitzen der bekrallten Zehen (Fig. 89).

Im Gegensatz zu ihm lebte †*Trachodon* (Fig. 86, S. 85) zur Zeit der oberen und obersten Kreide in Nordamerika wohl amphibisch, und ein als Mumie erhaltenes Exemplar beweist, daß seine Hornschuppen nur sehr klein waren.

Die Gruppe der †*Stegosauria* umfaßt Vierfüßler, deren deutlich kürzere Vorderbeine wie die Hinterbeine Hufe tragen. Sie sind vor allem durch einen auffällig kleinen Kopf und durch die mannigfaltige Entwicklung dorsaler Knochenpanzer charakterisiert. Teils besitzen sie nämlich Längsreihen von Platten und am Schwanz, der so eine furchtbare Waffe wurde, von Stacheln, einige aber auch Schutzpanzer, die an gewisse Gürteltiere (*Loricata*) erinnern (Fig. 118, S. 121).

Ebenfalls vierbeinig sind endlich die wenigen †*Ceratopsidae*, bei welchen aber die *Postpubes* rudimentär und die Hinterbeine nicht viel länger als die vorderen sind. Ihr stattlicher Schädel erscheint dadurch ganz seltsam, daß er im Nacken eine Art knöchernen Kragen besitzt, und daß sich über den Augenhöhlen ein Paar spitzer Knochenzapfen erhebt, das wohl mit Horn umkleidet in Form und Funktion den Hörnern der Rinder entspricht. Ihre Zähne sind querverbreitert und besitzen als Ausnahme unter den Reptilien eine äußere und innere Wurzel, auch wurden sie durch von unten nachschiebende ersetzt (Fig. 90).

Während sich die z. T. sehr vollständigen Reste dieser hochspezialisierten Tiere nur in der obersten und oberen Kreide Nordamerikas finden, kommen die der anderen zwei Gruppen in der oberen und unteren Kreide Nordamerikas und Europas vor. Dürftige Reste kennt man ferner aus dem oberen und mittleren Jura Europas, wahrscheinlich auch Skelettteile aus der unteren Kreide Deutschostafrikas, einen †*Stegosaurier* sogar aus dem ältesten Jura Englands und sehr spärliche Reste und Spuren von †*Ornithopoda* aus der obersten Trias Nordamerikas.

6. Ordnung: †Pterosauria.

Die scharf umgrenzte, kleine Gruppe der Flugsaurier bietet vor allem dadurch ganz besonderes Interesse, daß ihre Angehörigen wohl nur infolge ähnlicher Lebensweise sehr viel Ähnlichkeit mit Vögeln besitzen.

Wie bei ihnen sind die Knochen hohl und mit Öffnungen für Luftsäcke versehen, um das Körpergewicht zu verringern und die Atmung während des Fluges zu erleichtern. Auch steht der große Schädel ziemlich rechtwinklig zum Hals, und seine Knochen sind innig verschmolzen.

Daneben erinnern die allerdings relativ kleine Gehirnhöhle und die großen, meist mit einem *Sclerotica*-Ring versehenen Augenhöhlen an Vögel, wenn letztere auch weit hinten liegen, ebenso auch die Lage der Nasengänge und -löcher, welche oft mit einer großen Präorbitallücke vereinigt sind, ferner die Streckung der Kiefer und die fast stets feste Verbindung beider Unterkieferäste. Spitzkonische Zähne, die sich nur in einer Reihe von Alveolen der Kieferränder vorfinden, haben die ältesten Vögel ebenfalls, nur sind sie bei ihnen gleichartiger. Weitere Ähnlichkeiten bestehen darin, daß mehrere der jüngsten Flugsaurier zahnlose, wohl mit Hornschnäbeln umkleidete Kiefer haben, und daß bei diesen manches für die Ausbildung eines Kehlsackes wie bei dem Pelikan spricht, sowie daß hier mehrere ihrer Rückenwirbel verschmolzen sind. Wenigstens der älteste Vogel (Fig. 130, S. 143) hat auch dünne Rippen ohne *Processus uncinati*, sowie vielleicht Bauchrippen wie alle Flugsaurier und zahlreiche amphicöle Schwanzwirbel wie viele.

Die sehr breite Brustbeinplatte, die vorn mit einer langen *Spina* und daneben mit Gelenken für die allerdings proximal nicht breiten *Coracoidea* versehen ist, die oft mit letzteren verschmolzenen, gestreckten *Scapulae*, die Oberarm- und die längeren Unterarmknochen sind ebenfalls in vielem vogelartig; desgleichen, daß das *Ilium* lang gestreckt, mit vier bis zehn Wirbeln verbunden und mit *Ischium* und *Os pubis* verschmolzen ist. Der schlanke Ober- und Unterschenkel und die in Reduktion begriffene *Fibula* erinnern ebenfalls an Vögel, und endlich ist wenigstens manchmal die obere Tarsalreihe mit der *Tibia* verwachsen (Fig. 91).

Trotzdem sind die †*Pterosauria* echte Reptilien, die eher mit *Crocodilia* und †*Dinosauria* Beziehungen haben als mit Vögeln. Denn ihr Schädel hat ein oberes und unteres, durch schmale Knochenbrücken getrenntes Schläfenloch, wohl entwickelte *Prae*- und *Postfrontalia* (? *Lacrymalia*) und ein oben und unten fest eingefügtes, gestrecktes *Quadratum*. Die 7—8, manchmal stark gestreckten Halswirbel, wie die 11—16 freien Rumpfwirbel sind procöl, und die zuletzt einköpfig werdenden Rippen der letzteren sind ähnlich wie bei Krokodilen eingelenkt, und wie bei ihnen fehlen *Claviculae* völlig. Ferner schließen sich an die zwei Reihen von *Carpalia* getrennte *Metacarpalia* an, die bei den kurzschwänzigen Formen sehr verlängert sind, und wovon wahrscheinlich das *Metacarpale* des ersten Fingers als sogenannter Spannknochen nach vorn und innen absteht, während das des zweiten bis vierten zwei-, drei- und viergliedrige, mit starken Krallen endende Finger wie bei dem ältesten Vogel trägt. An dem sehr starken fünften *Metacarpale* gelenkt aber die Reihe der vier sehr gestreckten, unter sich wenig beweglichen Glieder des

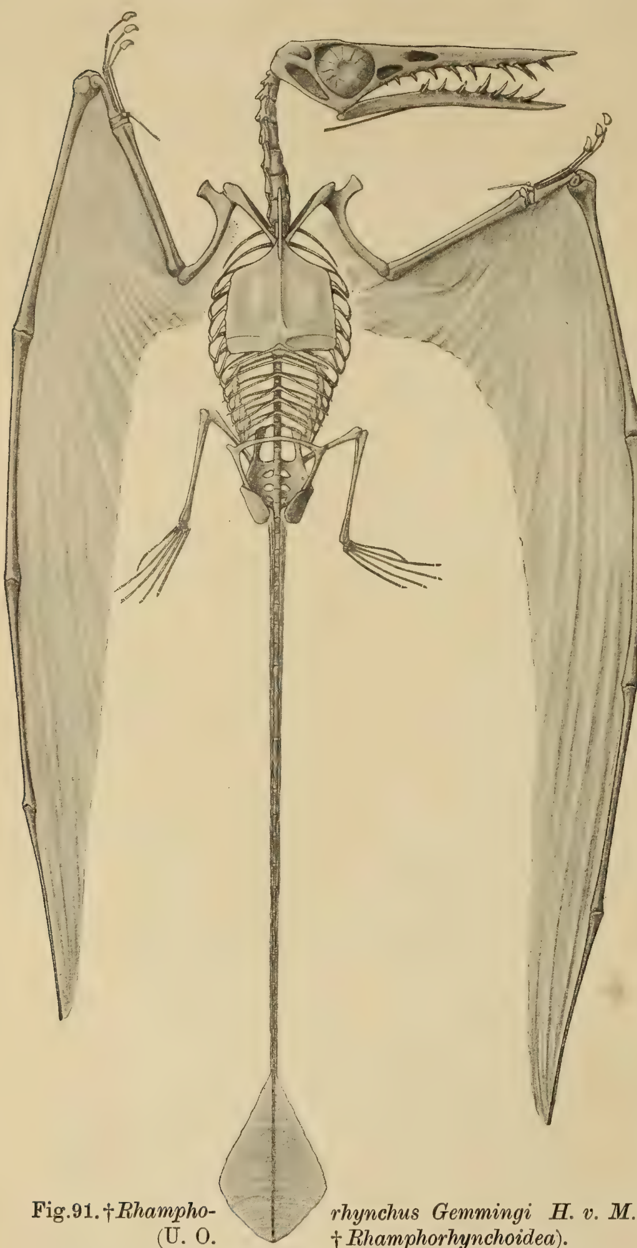


Fig. 91. †*Rhamphorhynchus Gemmingi H. v. M.* (U. O. †*Rhamphorhynchoidea*). Oberster mariner Jura (Lithographie-Plattenkalke), Solnhofen, Mittelfranken. Etwas schematisierte Skelett-Rekonstruktion, $^1/_3$, von der Bauchseite.

enorm langen Flugfingers, der spitz ausläuft. Zwischen ihm, dem Arm und der Körperseite spannt sich die Flughaut aus, die bei langschwänzigen oberjurassischen Exemplaren Frankens fossil erhalten ist, während eine vorn vom Hals bis zum Spannknochen reichende nur vermutet wird.[1])

Am Becken stoßen vorn in einer Symphyse die in der Regel spangenförmigen, manchmal aber medianwärts stark verbreiterten *Praepubes* Knochen zusammen, die mehrfach für *Ossa pubis* gehalten wurden. Die Scham- und Sitzbeine sind

1) Hauptsächlich wegen der Fingergliederzahl wird mehrfach der Flugfinger für den vierten Finger und der Spannknochen nur für eine Sehnenverknöcherung gehalten.

zu einer breiten, nur von einem sehr kleinen *Foramen ischiopubicum* (= *obturatum*) durchlochten Platte innig verschmolzen und scheinen meist nicht in einer festen Symphyse mit den jenseitigen zusammen zu stoßen. Alle Flugsaurier haben endlich getrennte *Metatarsalia* mit fünf bis vier Zehen, von welchen vier bis zwei in schwachen Klauen enden. Eine bis zu den Beinen und dem Schwanz, der 14—40 Wirbel zählt, ausgedehnte Flughaut ist nicht nachgewiesen, und von irgend einer stärkeren Hautbeschuppung fehlt jede Spur (Fig. 91).

Die merkwürdigen Tiere, die man nur aus der oberen Trias bis zur oberen Kreide kennt, dürften vor allem oder ausschließlich Fischfresser gewesen sein, die zwar wohl auf allen Vieren mit zurückgeklappten Flugfingern kriechen und sich zur Ruhe an den Krallenfingern umgekehrt wie die Fledermäuse aufhängen konnten, sich hauptsächlich aber fliegend fortbewegten. Man kann sie vor allem nach der Schwanzlänge in zwei Unterordnungen teilen, wobei zu den langschwänzigen **†Rhamphorhynchoidea** wahrscheinlich alle aus der oberen Trias bis zum mittleren Jura nebst zwei Genera des obersten Jura Europas gehören. Sie haben einige dm bis etwa 1 m Flügelspannweite und besitzen am Ende ihres steifen, etwa 40 Wirbel umfassenden Schwanzes ein ovales, als Höhensteuer dienendes Segel, das zwischen zarten Fortsätzen der Wirbel ausgespannt ist. Sämtliche Formen sind bezahnt und haben getrennte Nasen- und Präorbitalöffnungen, sowie nicht sehr gestreckte *Metacarpalia*. Die Teile des Atlas sind, ähnlich wie bei den Krokodilen, getrennt, auch sind kurze Halsrippen und nur 4 Sacralwirbel vorhanden, und die *Praepubes* sind fast stets spangenförmig (Fig. 91).

Fig. 92. †*Pterodactylus elegans* Wagner (U. O. †*Pterodactyloidea*). Oberster mariner Jura (Lithographie-Plattenkalke). Solnhofen, Mittelfranken, Skelett seitlich, $^1/_1$ (aus Zittel 1882).

Die ältesten, kleinen **†Pterodactyloidea**, welche schaufelförmige *Praepubes* besitzen, finden sich nur im obersten Jura Europas, weitere aber in der Kreideformation Englands und im obersten Turon von Kansas, vielleicht auch in der oberen Kreide Brasiliens und in der unteren Deutschostafrikas. Bei allen fehlt eine Trennung der Nasen-

und Präorbitalöffnung, sowie Halsrippen, auch verschmelzen die Atlasstücke, die *Metacarpalia* sind sehr gestreckt, die Sacralwirbel manchmal von vier bis zu zehn vermehrt, die Schwanzwirbel höchstens in der Zahl von 15 vorhanden, und die fünfte Hinterzehe wird rudimentär (Fig. 92). Die jüngsten Formen, die bandförmige *Praepubes* haben, erreichen bis etwa 6 m Flügelspannweite und sind spezialisiert, nämlich meist zahnlos, mit eigenartigen, ventralen Gelenkfortsätzen der Halswirbel und mit z. T. verschmolzenen Rückenwirbeln versehen. Bei dem amerikanischen, vielleicht auch in England vertretenen †*Pteranodon* stützt sich noch dazu die *Scapula* auf jene Rückenwirbel, und am Schädel ist ein enormer Knochenkamm vielleicht als Gegengewicht zu dem großen Schnabel vorhanden. Die sehr dünnen Knochenwände charakterisieren dieses größte fliegende Tier als guten Flieger.

7. Ordnung: Chelonia (= Testudinata).

Die Schildkröten bilden eine sehr scharf umgrenzte Gruppe kurzer und breiter Reptilien, die wenige dm bis 3 m lang sind, nie einen starken Schwanz besitzen, kriechen oder mit allen Vieren schwimmen und sich durch Zahnlosigkeit, einen kleinen Kopf, beweglichen Hals und fast alle durch einen festen Rumpfpanzer auszeichnen (Fig. 95, S. 98). Dieser ist bei den Landschildkröten in der Regel hochgewölbt, bei den wenigen, rein marinen und den viel formenreicheren, Süßwasser bewohnenden Schildkröten gewöhnlich flacher und oft mehr oder weniger unvollständig und bei letzteren dorsal häufig grubig skulpturiert. Er besteht in der Regel aus dorsalen und ventralen Längsreihen größerer Hornschilder (*Scuta*), die zwar fossil nicht erhaltungsfähig sind, deren Grenzen sich aber auf den unterlagernden Hautknochenplatten als Furchen feststellen lassen (Fig. 93).

Letztere, normalerweise durch Nähte, die nie mit den Furchen zusammenfallen, unbeweglich verbunden, sind ebenfalls in regelmäßigen Längsreihen angeordnet, und zwar ist hinter einer stets vorhandenen Nackenplatte (*Nuchale*) allermeist eine Reihe von acht *Neuralia*, Verbreiterungen der Dornfortsätze des zweiten bis neunten Rückenwirbels, vorhanden, an die sich hinten ein bis drei *Pygalia* und jederseits acht *Costalia* anschließen. Diese sind Verbreiterungen der langen, platten Rumpfrippen, die oft fast bis zu deren Distalenden reichen und dann hier mit den nur selten fehlenden jederseitigen randständigen Hautknochen, den 11 *Marginalia*, zusammenstoßen (Fig. 93).

Dem so zusammengesetzten, mehr oder weniger gewölbten Rückenpanzer (*Carapax*) liegt das flache Bauchschild (*Plastron*) gegenüber, bei dem gewöhnlich außer einem vorn gelegenen, unpaaren *Entoplastron* 4 bis 5 Paare von Hautknochenplatten (*Epi-*, *Hyo-*, *Meso-*, *Hypo-* und *Xiphiplastra*)

einander folgen. Die Seiten der *Hyo-*, *Meso-* und *Hypoplastra* bilden bei geschlossenen Panzern eine feste „Sternalbrücke“ zum Rückenpanzer, bei Wasserbewohnern ist sie aber oft unvollkommen oder nicht ausgebildet, und häufig sind Lücken „Fontanellen“ im Plastron (Fig. 93 und 95).

Der massive Schädel zeichnet sich durch die Kürze des Gesichtsteiles und einfache, besonders bei marinen Schildkröten oft sekundär durch Schädelknochenfortsätze überdachte Schläfengruben, sowie unbewegliche *Quadrata* aus. Ganz vorn liegt die unpaare, selten von *Nasalia* überdachte äußere Nasenöffnung und nahe dahinter die rings umgrenzte Augenhöhle (Fig. 94). *Ossa transversa* und *Adlacrymalia* fehlen stets, selten aber der Jochbogen, und fast immer gehen Knochenfortsätze von den *Parietalia* zum *Basisphenoid* herab. Die Kiefer, die unten bei fast allen Formen eine feste Symphyse bilden, sind mit scharfen Hornscheiden schnabelartig überzogen, die inneren Nasenöffnungen (Choanen) bei Formen mit längerer Symphyse durch wagerechte, knöcherne Gaumenplatten hinter sie abgerückt.

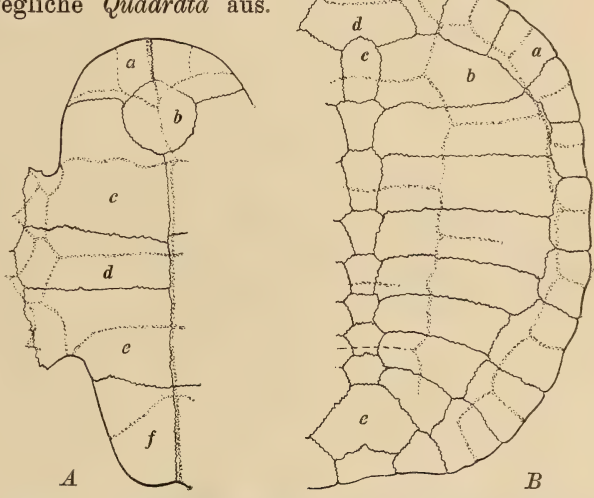


Fig. 93. † *Glyptops plicatulus Cope* (Tribus † *Amphichelydia*, † *Pleurosternidae*).

Unterste Kreide (Süßwasser, *Como-* oder *Atlantosaurus*-Schichten), Wyoming (aus Hay 1908). *A* Bauchpanzerhälfte mit geschlossener Brücke, ungefähr $^1/_4$. *a* Rechtes *Epiplastrum*, *b* *Entoplastrum*, *c* rechtes *Hyoplastrum*, *d* *Mesoplastrum*, *e* *Hypoplastrum*, *f* *Xiphiplastrum*. Die Furchen der ventralen *Scuta* sind sichtbar, vorn ergänzt. *B* Rückenpanzerhälfte, ungefähr $^1/_4$, zeigt die Nähte der *a Marginalia*, *b Costalia*, *c Neuralia*, *d* des *Nuchale* und *e Pygalia* (*Suprapygale* und *Pygale*) und die meisten Furchen der *Scuta*.

Der bewegliche Hals besteht zwar konstant aus acht rippenlosen Wirbeln, deren Endflächen und Gelenke sind aber sehr wechselnd ausgebildet. Er ermöglicht meistens ein Zurückziehen des Kopfes unter den Rückenpanzer. Die zehn Rückenwirbel mit ihren Rippen sind aber durch die Panzerbildung festgelegt. Dahinter folgen dann zwei Kreuzbeinwirbel und gewöhnlich 18 bis 25 procöle Schwanzwirbel. Ventrale Rippenteile und ein Brustbein fehlen. Die stabförmigen Knochen des Schultergürtels sind dorsal und ventral locker befestigt, denn die *Scapulae* heften sich

oben an die Querfortsätze des ersten Brustwirbels und unten mit einem zur Mediane strebenden Fortsatze, dem sogenannten *Processus proscapularis,* an das *Entoplastron* an, während die *Coracoidea* ventral frei enden. Die kurzen *Ilia* sind sogar manchmal nicht nur an die Kreuzbeinwirbel, sondern auch an den Rückenpanzer fest angelegt und die Scham- und Sitzbeine in ihrer Symphysenregion öfters an die *Xiphiplastra* (Fig. 116, S. 119). Sie umschließen übrigens jederseits ein großes *Foramen ischiopubicum,* das von dem jenseitigen oft nicht knöchern getrennt ist.

Die vorderen und hinteren, freien Gliedmaßen sind sich ziemlich ähnlich, nur sind bei Seeschildkröten, wo sie unter Klauenreduzierung und Fingerstreckung als Schwimmflossen ausgebildet sind, die hinteren kleiner. Der *Humerus* ist meist krumm; die Zahl der Hand- und Fußwurzelknochen wechselt, die der Glieder der fünf Zehen beträgt allermeist wie bei den Säugetieren 2, 3, 3, 3, 3.

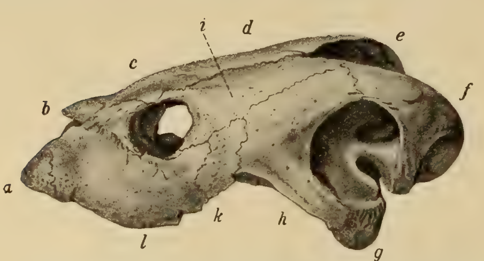


Fig. 94. †*Eubaëna cephalica Hay* (*Tribus* †*Amphichelydia,* †*Baënidae*).

Oberste Kreide (Süßwasser-Laramie-Schichten), Wyoming (aus Hay 1908). Schädel seitlich. 3/4. *a Praemaxilla, b Nasale, c Frontale,* darunter *Praefrontale* (= *Lacrymale*), *d Parietale* hinten die Schläfengrube etwas überdachend, *e* Kamm des *Supraoccipitale, f Squamosum* begrenzt die Schläfengrube gegen die Paukenhöhle (Ohr), *g Quadratum* (Unterkiefergelenk, darüber Paukenhöhle), *h Quadratojugale, i Postfrontale, k Jugale* unten zerbrochen, *l Maxilla,* darüber Augenhöhle.

Die mehreren 100 Arten Schildkröten lassen sich vor allem nach Merkmalen der Horn- und Knochenplatten und des Schädels unterscheiden und nach ihrer Ausbildung, sowie nach der der Füße in etwa 20 Familien zusammenfassen, die sich wieder hauptsächlich nach der Art der Panzerbildung und des Halses in Gruppen ordnen.

Die ***Pleurodira,*** eine kleine Gruppe südlicher Süßwasserformen zeichnen sich vor fast allen anderen Schildkröten dadurch aus, daß ihr Becken nicht nur am Rückenpanzer, sondern auch am Plastron angewachsen ist, daß in die Mitte des letzteren oft ein Paar *Mesoplastra* eingeschaltet ist, daß die Wirbel ihres seitlich zurückbiegbaren Halses deutliche Querfortsätze besitzen, und daß endlich die *Pterygoidea* das *Basisphenoid* nicht von den *Quadrata* trennen.

Fossile Arten kennt man aus meist marinen oder brackischen Schichten des ägyptischen Pliocäns bis Obereocäns, des Miocäns von Malta und des Untereocäns von Westeuropa und Indien und ausgestorbene Genera aus der oberen Kreide der Provence und von New Yersey. Außerdem gehört hierher die große, mit hornförmigen Knochenfortsätzen am Schädel

und mit einem Panzer am Schwanz versehene † *Miolania* aus dem Quartär der australischen Lord Howes-Insel und von Queensland, sowie aus fraglicher oberster Kreide Patagoniens.

Aus Süßwasserablagerungen des Eocäns, der oberen und unteren Kreide und des obersten Jura Nordamerikas, sowie der unteren Kreide und der oberen Trias Europas (Fig. 116, S. 119) und aus dortigem, marinen oberen Jura kennt man ebenfalls festgefügte Panzer, die vor allem in fast ständigem Besitz von *Mesoplastra* und in allerdings meistens nicht fester Verbindung des Beckens mit dem Plastron denjenigen der *Pleurodira* gleichen (Fig. 93). Der selten gefundene, kurze Hals erlaubte aber wohl nur ein unvollkommenes Rückziehen des Schädels (Fig. 94), der an primitive *Cryptodira* erinnert, weshalb man die vier Familien ausgestorbener Genera vorläufig als † ***Amphichelydia*** zusammenfaßt.

Die ***Cryptodira*** haben meistens einen so vollständigen Panzer wie die bisher genannten Schildkröten, aber fast nie *Mesoplastra* und manchmal auch kein *Entoplastron.* Ihr Becken ist höchstens am Rückenpanzer befestigt, selten mit den *Xiphiplastra* in Berührung und der Hals vertikal rückziehbar ohne oder nur mit kurzen Querfortsätzen. Ihre zahlreichen, auf dem Land, im Süßwasser und Meer außer in Australien verbreiteten Angehörigen lassen sich in etwa ein halbes Dutzend Familien verteilen, die sich fast alle in Europa und Nordamerika bis in das Eocän oder sogar in die obere Kreide zurückverfolgen lassen.

Erwähnenswert ist davon die umfangreichste der *Testudinidae*, Süßwasser- und Landbewohner, mit sehr geschlossenem, festen Panzer, die schon im älteren Eocän Europas und Nordamerikas getrennt sind. Die im Jungtertiär häufigen, hochgewölbten *Testudo*-Arten selbst sind jetzt nur auf den entlegenen Galapagos- und Aldabra-Inseln Riesenformen, waren aber solche im Quartär auf Rodriguez, Madagaskar und Malta, im Pliocän in Indien, Malta und Frankreich und im Oligocän in letzterem wie in Ägypten, also einst auch auf dem Festlande.

Mit den *Cheloniidae*, die dem Leben im Meere angepaßt sind, z. B. Lücken (Fontanellen) im Rücken- und Bauchpanzer besitzen, haben vom Eocän bis zum obersten Jura Europas und Nordamerikas verbreitete Gruppen von Seeschildkröten manches gemeinsam. Davon bildet ein Teil die Familie † *Thalassemydidae*, bei der die bekrallten Füße denjenigen von *Emydinae* gleichen, der nicht geschlossene Rückenpanzer aber dem von *Cheloniidae* (Fig. 95).

An letztere reiht sich wohl die in warmen Meeren verbreitete, große *Dermochelys* an, die im Gegensatz zu allen anderen Schildkröten vom Panzer nur das *Nuchale* und drei Paar schmale Plastra und dafür ein Mosaik kleiner Hautknochen hat und am Schädel keine absteigenden

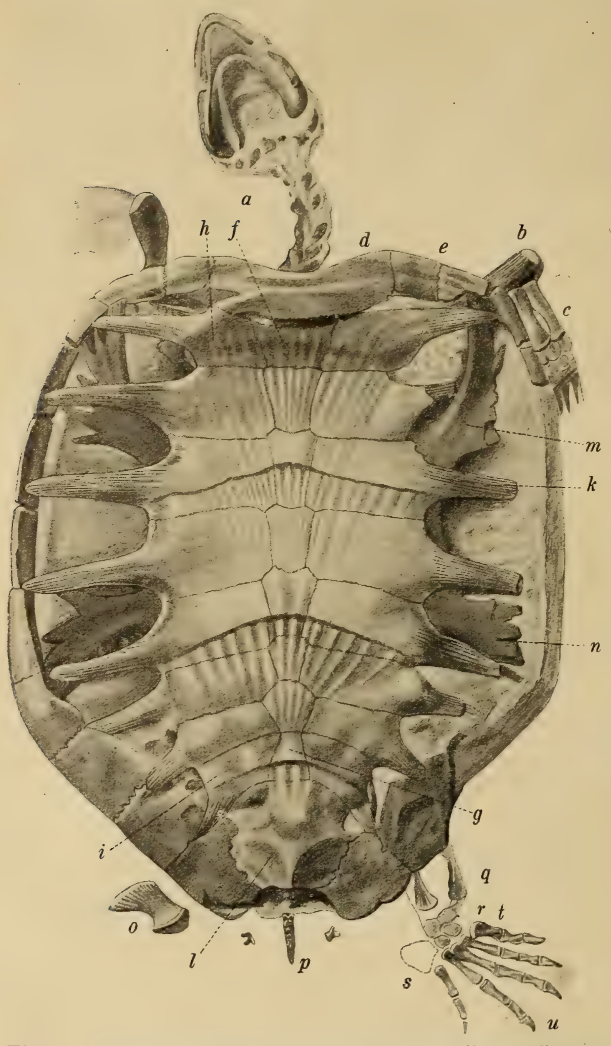


Fig. 95. †*Eurysternum Wagleri H. v. M.* (Tribus †*Cryptodira*, †*Thalassemydidae*).

Oberster mariner Jura (Lithographie-Plattenkalke), Eichstädt, Mittelfranken (aus Zittel 1877). Plattgedrücktes Tier von oben, $^1/_2$. *a* Abdruck des Kopfes, Unterkiefers und Halses, *b Humerus*, *c* Unterarmknochen, *d Nuchale*, *e Marginalia*, *f* erstes, *g* achtes *Neurale*, *h* erstes, *i* achtes *Costale*, *k* Rippenende, *l Suprapygalia*, *m* abgebrochener Seitenteil des *Hyoplastrum*, *n* des *Hypoplastrum*, die keine feste Brücke zu den *Marginalia* bilden, *o* herausgefallenes *Ilium*, *p* kurzer Schwanz, *q* Unterschenkelknochen, *r Tarsalia*, *s* ergänztes *Metatarsale* der fünften Zehe, *t Metatarsale* der ersten Zehe, *u* spitze Endphalangen.

Platten der *Parietalia* zeigt, wohl aber ein breites *Parasphenoid.* Wenige fossile Genera, die im Obermiocän bis Untereocän Europas, im Miocän von Maryland und wohl auch im Obereocän Ägyptens in unvollständigen Resten sich finden, stehen ihr wahrscheinlich nahe.

Die ***Trionychoidea*** endlich, Flußschildkröten Nordamerikas und der alten Welt, unterscheiden sich von ähnlichen *Cryptodira* vor allem durch den Mangel von Hornschildern und die fast stets völlige Rückbildung der Randplatten und der Brücken, sowie meistens durch ein stabförmig gebogenes *Entoplastron*, das die *Epi-* und *Hyoplastra* trennt.

Fossile Arten finden sich in Indien und Java bis in das Pliocän, in Ägypten bis in das Untermiocän und in Nordamerika sogar

bis in die obere Kreide zurück, wo sich wie im Eocän auch ausgestorbene Genera anreihen. In Europa war *Trionyx* selbst vom Unterpliocän bis Untereocän nicht selten.

8. Ordnung: † Sauropterygia.

In den Küstengewässern der mesozoischen Meere ruderten seltsame, wenige dm bis über 12 m lange Saurier herum, die vor allem durch einen kleinen Kopf, langen Hals und nur mäßig langen Schwanz auffallen, und die bis auf Bauchrippen kein Hautskelett besitzen.

Ihre Schnauze ist in der Regel höchstens mäßig gestreckt, die paarigen, sehr kurzen Nasengänge endigen außen und innen nahe vor den nur manchmal mit *Sclerotica* versehenen Augenhöhlen, und an dem schmalen Hirnschädel, der stets ein Scheitelloch besitzt, wird jederseits nur eine obere, fast stets sehr weite Schläfenöffnung von einem schlanken Jochbogen begrenzt. Die plattigen Knochen des Gaumens bilden ein meist ziemlich geschlossenes Dach bis weit nach hinten. Die kegelförmigen Zähne, unter welchen oft einige vergrößert sind, sind nur in einer Alveolenreihe der Kiefer vorhanden (Fig. 70, S. 69). Die Symphyse der Unterkiefer endlich ist gewöhnlich sehr kurz.

Die Wirbelkörperenden sind flach oder konkav; es sind 13 bis über 70 Halswirbel, 20 bis 30 Rumpf-, 2 bis 6 Kreuzbein- und etwa 40 Schwanzwirbel vorhanden. Die Halsrippen sind zwar in der Regel zweiköpfig, die Rumpfrippen aber stets einköpfig.

Sehr eigenartig ist die Ausbildung der Gürtel, deren dorsale Teile ziemlich schwach, die ventralen aber sehr kräftig ausgebildet sind. Die großen *Coracoidea* stoßen stets median zusammen, auch die ventralen Teile der *Scapulae* (? verschmolzene *Procoracoidea*) sind medianwärts mehr oder minder ausgedehnt, die *Claviculae* sind aber bald sehr stark, bald rudimentär, und das *Episternum* ist stets schwach (Fig. 96 und 98). Am Becken stoßen dementsprechend die meistens breiten plattigen *Ischia* und *Ossa pubis* in langen Symphysen zusammen, während die *Ilia* relativ klein bleiben.

Die Vorder- und Hinterextremitäten endlich sind mäßig gestreckt und fünfzehig, aber nur bei vielen triasischen Formen als Gehfüße entwickelt und auch hier mit kurzen Unterarm- und -schenkel-

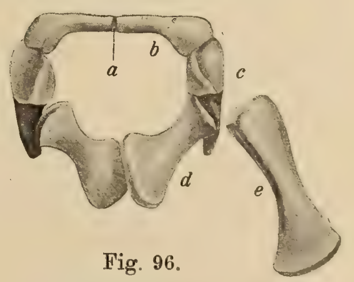


Fig. 96.
† ? *Neusticosaurus Balsami Deeke* (O. † *Sauropterygia*, U. O. † *Nothosauria*).
Mittlere marine Trias, Perledo am Comer See, Südalpen (aus Deeke 1886). Brustgürtel von unten, $^1/_2$. *a* Winziges *Episternum*, *b Clavicula*, *c Scapula*, am Gelenk etwas lädiert, *d Coracoideum*, *e Humerus*.

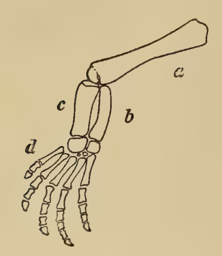


Fig. 97. †*Lariosaurus Balsami Curioni* (O. † *Sauropterygia*, U. O. †*Nothosauria*). Mittlere marine Trias, Perledo am Comer See, Südalpen. (Nach einem Exemplar in München abgeändert aus Boulenger 1898.) Rechter Hinterfuß, $^2/_3$. *a Femur*, *b Fibula*, *c Tibia*, *d* erste Zehe.

knochen (Fig. 97). Meistens sind sie als Ruderplatten, z. T. unter Vermehrung der Zehenglieder, ausgebildet (Fig. 99).

Vor allem darnach unterscheidet man zwei Unterordnungen, jede mit etwa drei kleinen Familien, innerhalb deren die wechselnde Ausbildung des Schädels, des Halses und besonders der Gürtel zur Unterscheidung zahlreicher Gattungen benutzt wird.

Die †***Nothosauria***, welche auf die marine europäische Trias, und zwar fast ganz auf die mittlere Deutschlands und der Alpen beschränkt erscheinen, sind nur wenige dm bis über 3 m lang. An ihrem Brustgürtel bilden vor den etwas quergestreckten *Coracoidea* die starken *Claviculae* mit dem kleinen *Episternum* zusammen einen Querbogen (Fig. 96). Ihre Beine konnten wohl auch noch zum Gehen dienen, wie die mäßige Streckung des Unterarms und -schenkels und die normale Zehenausbildung beweist (Fig. 97). Auffällig ist das lange, ganz geschlossene Gaumendach (Fig. 70, S. 69). Der Hals ist zwar lang, zählte aber nie viel über 20 Wirbel, das Kreuzbein wohl drei bis sechs.

Die †***Plesiosauria*** sind in ganz dürftigen Resten zwar auch schon in der mittleren und oberen Trias vertreten, vor allem aber im Jura Europas, vereinzelt auch in dem Nordamerikas und Indiens, und in der Kreide dürften sie ziemlich universell verbreitet gewesen sein. Ihre zahlreichen Gattungen sind aber meist noch ungenügend bekannt. Bei den mehrere bis über 12 m langen Schwimmern sind die *Claviculae* und das *Episternum* schwach, dafür aber die plattigen *Coracoidea* und ventralen Teile der *Scapulae* ungewöhnlich stark ausgebildet, da letztere bis zur Mediane reichen und dort mit Fortsätzen der *Coracoidea* zusammenstoßen können (Fig. 98

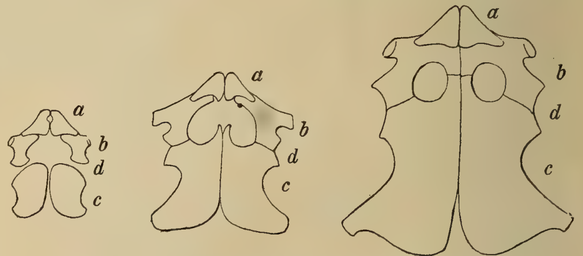


Fig. 98. †*Cryptoclidus oxoniensis Phillips* (O. †*Sauropterygia*, U. O. †*Plesiosauria*). Grenzschichten des mittleren und oberen marinen Jura (Oxford-Ton), Peterborough, England (aus A. Smith Woodward 1898 nach Andrews 1895). Brustgürtel von oben, ergänzt, in drei Wachstumsstadien, ungefähr $^1/_{20}$. *a Clavicula* (in der Mediane des erwachsenen Gürtels ist ein rudimentäres *Episternum* nachgewiesen), *b Scapula* ventral und medianwärts sich ausdehnend, *c Coracoideum* median nach vorn sich verlängernd, *d* Gelenk für den *Humerus*.

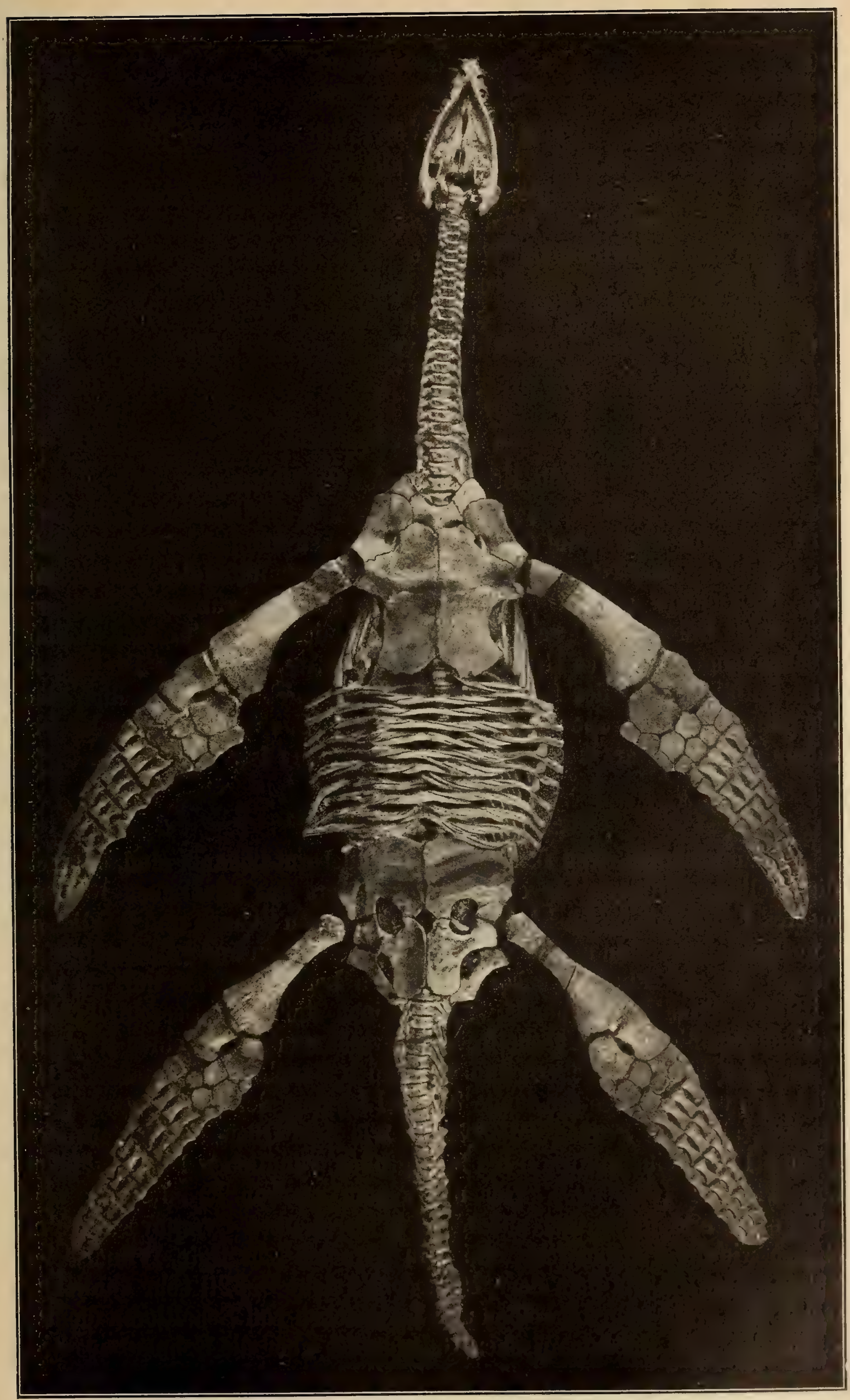


Fig. 99. † *Thaumatosaurus victor Fraas* (1910). (O. †*Sauropterygia*, U. O. †*Plesiosauria*).
Oberer mariner Lias, Holzmaden, Württemberg. Skelett von unten, ungefähr $^{1}/_{17}$.

und 99). So bildet der Brustgürtel im Verein mit den Bauchrippen und dem Beckengürtel eine Art Bauchpanzer (Fig. 99).

Die Ruderflossen zeigen ganz verkürzte Unterarm- und -schenkelknochen, aber ähnlich wie die der †*Ichthyosauria* vermehrte Zehenglieder. Die Zahl der Halswirbel und damit auch die Halslänge wechselt außerordentlich bei den verschiedenen Genera von 13 bis über 75, die der Kreuzbeinwirbel beträgt aber nur zwei, selten drei oder vier, und der Gaumen besitzt zum Unterschiede von jenem der †*Nothosauria* stets einige Lücken (Fig. 99).

1. Anhang: † Mesosauria.

Recht fraglich ist die Stellung von zwei Gattungen, die in permischen Süßwasserablagerungen Südafrikas und Südbrasiliens gefunden sind. Die nur wenige dm langen Tiere gleichen nämlich zwar in vielem, so in der Lage der Nasengänge und in den Extremitäten den † *Nothosauria,* ihr Schädel scheint auch nur obere Schläfengruben zu besitzen, aber seine Schnauze ist sehr gestreckt und nicht nur mit einem dichten Rechen langer Zähne, sondern auch mit Vomerzähnen bewehrt. Die Rippen sind auffällig dick, der Brustgürtel ist anders gebaut, und endlich sind die ganzen Körperproportionen von denen der †*Sauropterygia* verschieden, indem der Hals kurz und der Schwanz sehr lang ist.

2. Anhang: † Placodontia.

Hauptsächlich, weil fast nur die Schädel gut bekannt sind, ist auch die Stellung einiger ganz eigenartiger Genera des triasischen Binnenmeeres Europas eine unsichere. Außer einzelnen Zähnen und fraglichen Knochenpanzerresten aus der oberen Trias der Alpen und vollständigeren Resten aus der am Plattensee in Ungarn kennt man sie nur aus der mittleren Trias Deutschlands. Es scheinen äußerlich Seeschildkröten ähnliche, mäßig große Muschelfresser gewesen zu sein, die einen Rückenpanzer aus Knochenhöckern und wohl auch Bauchrippen besaßen. Der niedere, kurze, wenige dm lange Schädel ist dem der †*Nothosauria* sehr ähnlich, aber den großen *Palatina* ist wie dem Ober- und Unterkiefer je eine Längsreihe von zwei bis fünf großen, rundlichen Pflasterzähnen aufgewachsen (Fig. 100). Der mit einem starken Kronfortsatz versehene Unterkiefer besitzt außerdem in der kurzen Symphysenregion, ebenso wie die *Praemaxillae,* einige in Alveolen befestigte, zylindrische Zähne. Also ist ein dem der †*Pycnodonti* (siehe S. 32!) sehr ähnliches Gebiß, das wohl zum Losreißen und Zerknacken von Schaltieren diente, vorhanden. Bei der ungarischen Gattung ist aber die Schnauzenspitze

zahnlos und war vielleicht mit Hornscheiden bewehrt (Fig. 100). Die Wirbel und die gestreckten, sehr wenig bekannten Extremitäten lassen sich endlich am besten mit denen von † *Nothosauria* vergleichen.

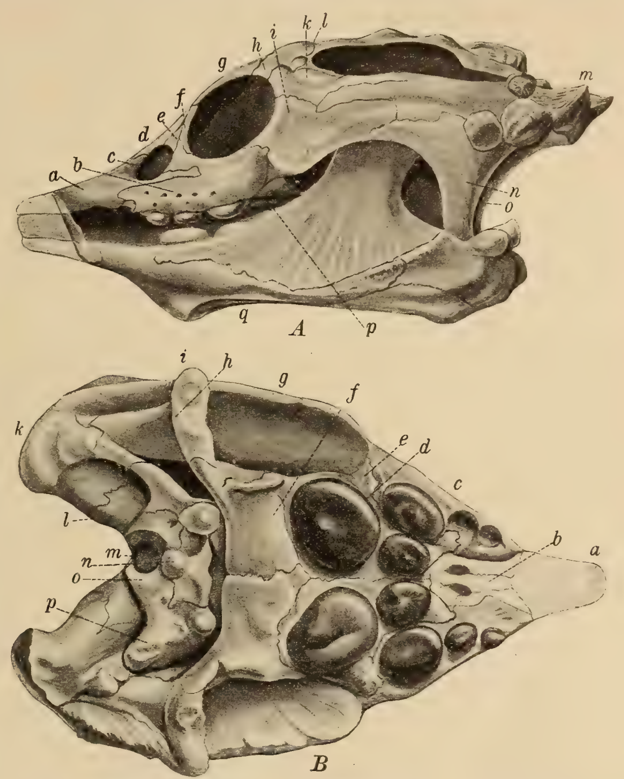


Fig. 100. † *Placochelys placodonta Jäkel* (U. O. † *Placodontia*). Obere marine Trias (unterer Keuper), Veszprim am Plattensee, Ungarn. (Wenig abgeändert aus Jäkel 1907.) *A* Schädel mit Unterkiefer seitlich, $^1/_2$, Vorderende ergänzt. *a* zahnlose *Praemaxilla*, *b Maxilla* mit 3 Mahlzähnen, *c* Nasenloch, *d Nasale*, *e Lacrymale* (*? Adlacrymale*), *f Praefrontale* (*Lacrymale*), *g Frontale*, *h Postfrontale*, *i Jugale*, *k Postorbitale*, *l Parietale* oben mit *Foramen parietale*, hinten mit Knochenhöckern, *m Squamosum* hinten mit Knochenhöckern, *n ? Quadratojugale*, *o Quadratum*, *p* hinterer Mahlzahn des *Palatinum*, *q* Unterkiefer mit Mahlzähnen, hohem Kronfortsatz und hinten mit Knochenhöckern. *B* Kleinerer Schädel von unten, $^1/_2$. *a Praemaxilla* und *b Vomer*, daneben enge Choanen ergänzt, *c Maxilla* mit 3, *d Palatinum* mit 2 Mahlzähnen, *e ? Transversum*, *f Pterygoideum* wie *d* bis zur Mediane ausgedehnt, *g Jugale*, *h Quadratum*, *i Quadratojugale*, *k Squamosum*, *l Parietale*, *m Foramen magnum*, *n Occipitale basale* mit *Condylus*, *o Occipitale laterale*, *p ? Epioticum* oder *? Opisthoticum*.

9. Ordnung: † Ichthyosauria.

Der Name der kleinen einheitlichen Ordnung ist ein sehr bezeichnender, denn die 1 m bis über 10 m langen Fischsaurier sind durch völlige Anpassung an das Leben im Meere ähnlich wie die Wale in vielem äußerst fischartig. Der langschnauzige Schädel sitzt nämlich fast ohne Hals am spindelförmigen Rumpf, die Wirbel sind sehr kurz und amphicöl, ihre Bogengelenke in Reduktion, und es sind keine Sacralwirbel ausgebildet. Ferner sind die kurzen Extremitäten ganz flossenartig und die hinteren schwach, da die Fortbewegung vor allem durch die zweilappige Schwanzflosse besorgt wird, wobei eine Rückenflosse als Kiel mitwirkt (Fig. 103, S. 106). Ein besonderes Skelett ist aber in letzterem nicht vorhanden, auch fehlt ein Hautskelett.

Der gewaltige Schädel, welcher nur je eine mäßig große, obere Schläfenöffnung und ein Scheitelloch besitzt, zeigt typischen Reptilbau, nur ist er hinten nicht völlig verknöchert und der Gehörknochen hier fest eingefügt. Die zwei Nasenlöcher liegen, ähnlich wie bei den †*Sauropterygia* (siehe S. 99!), nahe vor den hier sehr großen und mit einem *Sclerotica*-Ring ausgestatteten Augenhöhlen, also fast über den Choanen, die sich neben den *Vomera* befinden. Von letzteren reichen die langen median nur vorn zusammenstoßenden *Pterygoidea* bis zu den unbeweglichen *Quadrata*, auch sind *Epipterygoidea* vorhanden, jedoch anscheinend keine *Transversa.*

Die oft sehr starke Schnauzenstreckung, welche im Gegensatz zu den meisten Fällen schon in der Jugend voll ausgebildet ist (Fig. 103 *B*), wird durch die Länge der *Praemaxillae* und *Nasalia* bedingt. Die niederen Unterkiefer haben dementsprechend eine lange, feste Symphyse. Sie, wie die Zwischen- und Oberkiefer tragen in einer Längsrinne, selten in Alveolen konische Zähne, deren Dentin an der Basis in der Regel gefaltet und mit Cement (Knochen) umhüllt ist (Fig. 71, S. 70).

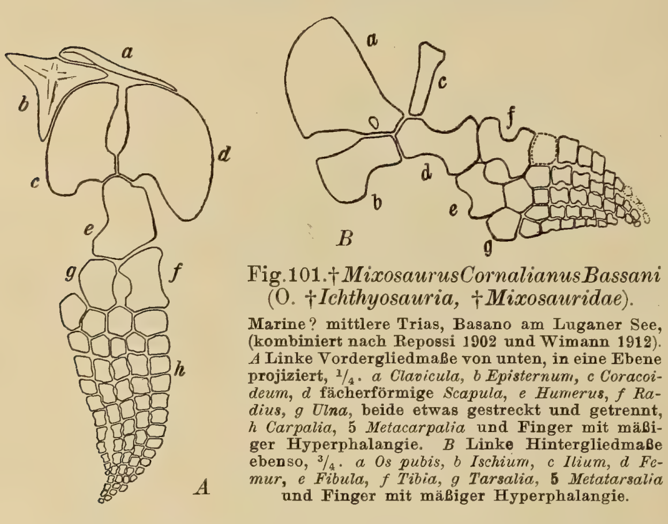


Fig. 101. †*Mixosaurus Cornalianus Bassani* (O. †*Ichthyosauria*, †*Mixosauridae*).

Marine? mittlere Trias, Basano am Luganer See, (kombiniert nach Repossi 1902 und Wimann 1912). *A* Linke Vordergliedmaße von unten, in eine Ebene projiziert, $^1/_4$. *a Clavicula*, *b Episternum*, *c Coracoideum*, *d* fächerförmige *Scapula*, *e Humerus*, *f Radius*, *g Ulna*, beide etwas gestreckt und getrennt, *h Carpalia*, 5 *Metacarpalia* und Finger mit mäßiger Hyperphalangie. *B* Linke Hintergliedmaße ebenso, $^3/_4$. *a Os pubis*, *b Ischium*, *c Ilium*, *d Femur*, *e Fibula*, *f Tibia*, *g Tarsalia*, 5 *Metatarsalia* und Finger mit mäßiger Hyperphalangie.

Von den 100 bis über 200 Wirbeln, deren Neuralbogen nie mit den Körpern verwachsen, sind die zwei ersten bei posttriasischen Formen verschmolzen und etwa 45 bis 65 im Rumpf gelegen. Das Ende des langen, starken Schwanzes ist meistens herabgeknickt in den unteren Lappen der vertikalen Schwanzflosse, also umgekehrt wie bei den heterocerken Fischen (siehe S. 16!). Das hängt wahrscheinlich damit zusammen, daß die Fischsaurier vor allem Oberflächenbewohner, jene Fische aber wenigstens ursprünglich Grundbewohner waren. Die langen, schlanken Rippen sind vorn wohl stets zweiköpfig, weiter hinten am Rumpf bei triasischen Formen aber fast immer einköpfig; Bauchrippen sind stets entwickelt.

Im Brustgürtel stoßen, wie bei den †*Sauropterygia*, die plattenförmigen *Coracoidea* median zusammen, in der Regel ist aber auch ein T-förmiges *Episternum* vorhanden, außerdem schlanke *Claviculae* und *Scapulae* von meist mäßiger Größe (Fig. 101). Der höchstens bei einem triasischen Genus an der Wirbelsäule befestigte Beckengürtel ist in Reduktion begriffen, die *Ilia* sind schlank und außer bei den triasischen Formen *Ischium* und *Os pubis* ebenfalls (Fig. 101 und 103).

Humerus und *Femur* sind stets kurz und breit und die Unterarm- und Unterschenkelknochen nur bei triasischen Genera etwas gestreckt, sonst sind sie wie alle weiteren Extremitätenknochen vieleckige, selten rundliche Scheiben, die wahrscheinlich durch Knorpel und Bindegewebe zu einer elastischen, aber nicht mit Gelenken versehenen Flossenfläche verbunden waren. Ihre Fingerregion ist stets durch Vermehrung der Fingergliederzahl verlängert und bei posttriasischen und einem triasischen Genus fast immer auch durch Spaltung der drei oder fünf Finger verbreitert. (Fig. 102).

Fig. 102. †*Ichthyosaurus platydactylus Broili* (1907). (O. †*Ichthyosauria*, †*Ichthyosauridae*).

Untere Kreide (Aptien) bei Hannover. Linke Vorderflosse. *a Humerus*, *b Ulna*, *c Radius* beide scheibenförmig. In der Hand fehlen seitliche und Endglieder. Zahl der Glieder sowie der Gliederreihen vermehrt. (Breiter Flossentypus gegenüber dem schmalen von Fig. 103.)

Die Tiere spielten offenbar von der mittleren Triaszeit bis zur Kreidezeit die Rolle der jetzigen Zahnwale und jagten Cephalopoden und Fischen nach. Bei der Einteilung in zwei Familien mit wenigen Genera wird vor allem die Ausbildung der Flossen, der Zähne und der Rippen berücksichtigt.

Die †*Mixosauridae*, in der mittleren und oberen Trias von Mitteleuropa, Spitzbergen, Kalifornien und Nevada verbreitet, sind höchstens wenige Meter lange, nicht so extrem an das Schwimmen angepaßte Tiere. Ihre *Maxilla* ist relativ groß, die Zähne sind fast ohne Cement und bei †*Mixosaurus* wenig zahlreich und noch in Alveolen befestigt, auch hinten stumpfer als vorn. *Atlas* und *Epistropheus* sind nicht verwachsen, der Schwanz ist nicht scharf abgeknickt, und die Brustrippen sind fast stets einköpfig.

Vor allem aber sind die hinteren Flossen nicht sehr schwach, die *Scapula*, wie *Os pubis* und *Ischium* sind breit und die Unterarm- und Unterschenkelknochen fast stets etwas gestreckt und nicht dicht aneinander gelagert, auch sind nur drei bis sechs Finger mit mäßiger Hyperphalangie entwickelt (Fig. 101).

Die †*Ichthyosauridae* sind vor allem im Jura und der unteren Kreide Europas, sowie im oberen Jura Amerikas bis Grönland im Norden, dürftig

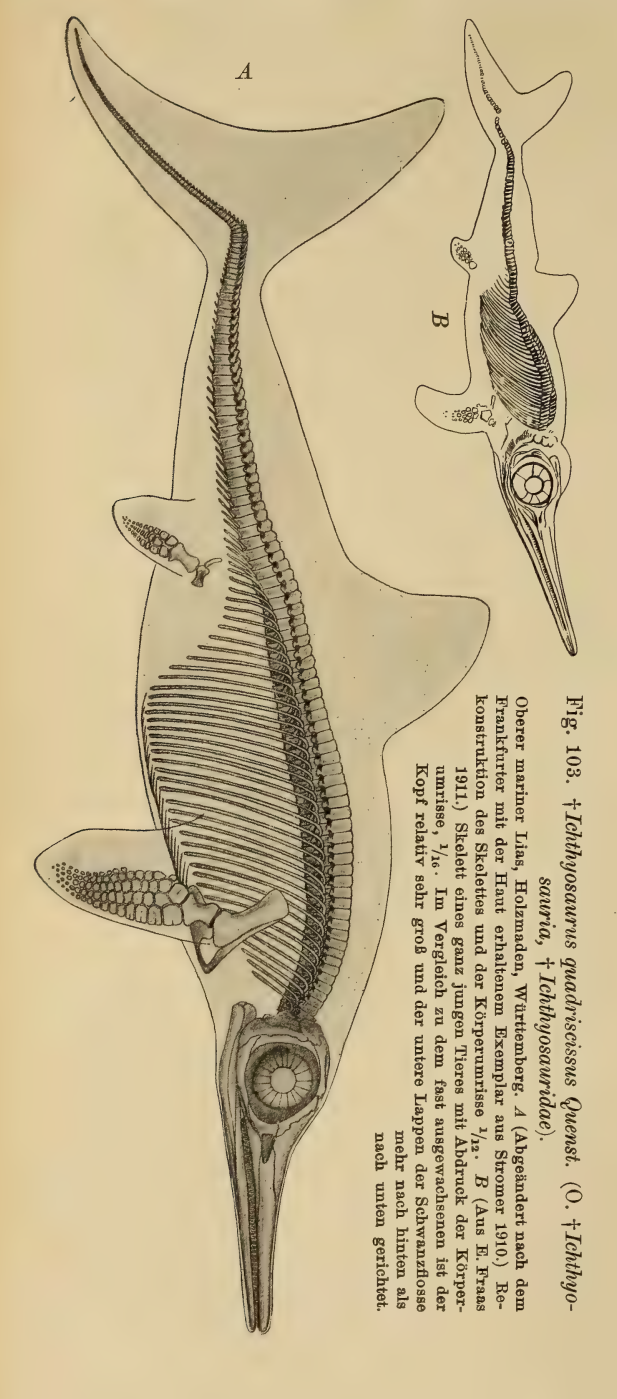


Fig. 103. †*Ichthyosaurus quadriscissus Quenst.* (O. †*Ichthyosauria*, †*Ichthyosauridae*). Oberer mariner Lias, Holzmaden, Württemberg. *A* (Abgeändert nach dem Frankfurter mit der Haut erhaltenem Exemplar aus Stromer 1910.) Rekonstruktion des Skelettes und der Körperumrisse $^1/_{12}$. *B* (Aus E. Fraas 1911.) Skelett eines ganz jungen Tieres mit Abdruck der Körperumrisse, $^1/_{16}$. Im Vergleich zu dem fast ausgewachsenen ist der Kopf relativ sehr groß und der untere Lappen der Schwanzflosse mehr nach hinten als nach unten gerichtet.

auch in der obersten Trias Europas und wohl universell in der Kreide, in der oberen Kreide allerdings selten und sehr dürftig vertreten und umfassen bis über 10 m lange Formen. Sie besitzen gleichartige, meist unten mit Cement umkleidete Zähne (Fig. 71, S. 70) in offenen Furchen, gewöhnlich in großer Zahl, vom oberen Jura an aber manchmal stark reduziert. Ihre *Scapula* ist nicht verbreitert, der Beckengürtel wie die Hinterextremitäten in Reduktion, die Schwanzflosse deutlich zweilappig mit Knickung der Wirbelsäule entwickelt, und die paarigen Flossen sind stets mit ganz kurzen Unterarm- und -schenkelknochen und sehr vielen nicht gestreckten Fingergliedern versehen, die sich in drei bis zehn Längsreihen aneinander legen (Fig. 102). Sie sind bis auf Schuppen am Flossenvorderrand nackt und brachten lebendige Junge zur Welt (Fig. 103).

10. Ordnung: † Theromora.

Eine mannigfaltige Gruppe kleiner bis sehr stattlicher Reptilien besitzt in ihrem nie sehr langschnauzigen Schädel fast immer ein Scheitelloch und meistens ein Paar großer, unten von starken Jochbogen begrenzter oberer Schläfenlöcher (Fig. 110, S. 111). Bei

einer Unterordnung († *Pelycosauria*, Fig. 115, S. 117) liegen sie aber mehr seitlich, und bei einer anderen († *Cotylosauria*, Fig. 105, S. 108) sind sie völlig von Deckknochen überdacht. Die zwei Nasenlöcher liegen fast stets weit vorn, bei den † *Therocephalia* und † *Theriodontia* dicht beisammen, auch die Choanen befinden sich vorn in dem ziemlich wechselnd gestalteten Gaumen (Fig. 109, S. 111), nur bei zwei Unterordnungen, den † *Theriodontia* und † *Anomodontia* infolge der Ausbildung eines sekundären Gaumendaches etwa unter dem Vorderrand der Augenhöhlen (Fig. 111, S. 112). Das *Quadratum* ist bei diesen beiden übrigens klein, und der Hinterhaupts-Gelenkhöcker greift bei ihnen mit seinen Seitenteilen auf die *Exoccipitalia* über.

Zähne sind sehr oft auf Knochen der Gaumenreihe vorhanden, auf den Kieferrändern meistens kegelförmig, nie sehr zahlreich und häufig differenziert (Fig. 110 und 111), bei den †*Anomodontia* in Reduktion (Fig. 114, S. 113). Sie sind bald in Alveolen befestigt, bald der Knochenoberfläche aufgewachsen. Bei † *Theriodontia* und † *Anomodontia* soll übrigens kein Zahnwechsel vorkommen, was sich sonst unter Reptilien fast nie findet. Die Wirbel sind zwar stets amphicöl, manchmal aber mit fast platten Endflächen versehen, und oft kommen dazwischen *Intercentra* vor. Der Hals ist wohl nie lang, die Zahl der Kreuzbeinwirbel schwankt von eins bis sechs, und der Schwanz ist sehr oft kurz. Die Rippen sind ein- oder zweiköpfig.



Fig. 104. †*Dicynodon particeps Owen* (1876). (U. O. † *Anomodontia*).
Perm. (Untere Beaufort-Stufe) bei Beaufort, Kapland. Linker *Humerus* vorn, $1/4$. *a* Oberende des starken Kammes für den Ansatz des Schulter- und Brustmuskels, *b Foramen entepicondyloideum*, *c* Ulnagelenk abgebrochen, *d* Radialgelenk.

An den kräftig entwickelten Gürteln sind außer bei den † *Procolophonia* die plattigen *Procoracoidea* und *Coracoidea* unter sich und mit den *Scapulae* (Fig. 108, S. 110) und ebenso die plattigen Beckenteile jederseits unter sich sowie in einer langen Symphyse verbunden (Fig. 73, S. 71 und Fig. 113, S. 113). In der Regel gelenken an ihnen zum Gehen dienende, kräftige Beine mit fünf bekrallten Zehen. Ziemlich charakteristisch ist, daß der *Humerus* oben und in anderer Richtung unten stark verbreitert ist und unten vorn ein mediales Nervenloch besitzt, wie es übrigens auch bei manchen permischen †*Labyrinthodonti* und niederen Säugetieren der Fall ist (Fig. 104). Bei wenigen † *Cotylosauria* und † *Pelycosauria* sind endlich Bauchrippen oder auch dorsale Knochenpanzer nachgewiesen.

Es handelt sich nach allem bei diesen eigenartigen Reptilien, deren Reste in Binnenablagerungen des Perms und der Trias und wohl auch schon des Oberkarbons vorkommen, und die zum großen Teil noch recht unvollkommen bekannt sind, um Bewohner des Festlandes und wahrscheinlich auch des Süßwassers, vielfach um starke Raubtiere (Fig. 110, S. 111), z. T. aber auch um Pflanzenfresser (Fig. 111, S. 112).

Vor allem nach der Ausbildung der Schläfenregion, des Gaumens und der Kieferbezahnung kann man fünf Unterordnungen trennen, deren Zusammengehörigkeit übrigens vielfach bestritten wird. Innerhalb dieser sind Einzelheiten in der Bezahnung und der Schädelausbildung besonders wichtig.[1])

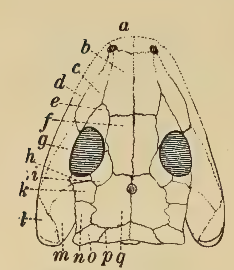


Fig. 105. †*Seymouria baylorensis Broili* (1904). (U. O. †*Cotylosauria*).

Perm, Texas, Schädel ergänzt, von oben, ungefähr 1/2. Gestrichelte Linien ergänzt. *a Praemaxilla* mit Nasenloch, *b Nasale*, *c Lacrymale* (*? Adlacrymale*), *d Maxilla*, *e Praefrontale* (*? Lacrymale*), *f Frontale*, *g Jugale*, *h Postorbitale*, *i Postfrontale*, *k ? Intertemporale*, *l Quadratojugale*, *m ? Squamosum*, *n ? Supratemporale*, *o Tabulare* (sogenanntes *Epioticum*), *p Postparietale* (sogenanntes *Supraoccipitale*), *q Parietale* mit *Foramen parietale*.

Die **† *Cotylosauria***, plumpe Reptilien von wenigen dm bis wenigen m Länge, gleichen in dem geschlossenen Schädeldach, dem Brustgürtel und im Gesamtaussehen auffällig den † *Stegocephali*, in vielem aber auch den † *Pelycosauria* und anderen Reptilien. Ihr schwerer, hinten breiter und niederer Schädel ist nämlich oben nicht nur in der Regel skulpturiert und oft sogar mit Höckern und Spitzen bewehrt, sondern zeigt dieselben Deckknochen wie bei den † *Stegocephali* (S. 57) und auch nur fünf Öffnungen: die ganz vorn gelegenen zwei Nasenlöcher, ein relativ großes Scheitelloch und fast stets sehr große Augenhöhlen, mit denen allerdings bei manchen Formen der europäischen Trias († *Procolophonia*) seitliche Schläfenlöcher vereinigt zu sein scheinen (Fig. 107). Manchmal sind hinten sogar auch Ohrenschlitze vorhanden (Fig. 105).

Die Rück- und Ventralseite des Schädels besitzt aber typischen Reptilbau. Es liegen die Choanen weit vorn, die *Pterygoidea* stoßen median in der Regel nicht zusammen, und die Knochen des ziemlich geschlossenen Gaumens sowie die (?) *Transversa* sind meistens bezahnt. Auch auf den Zwischen- und Oberkiefern und dem mit kurzer Symphyse versehenen Unterkiefer sind Zähne in einer, bei den † *Pariotichidae* und Verwandten in mehreren

---

1) Die † *Theromora* des nordrussischen Perms sind leider noch nicht wissenschaftlich bearbeitet, und über viele Südafrikas liegen nur Publikationen von Broom in dortigen Zeitschriften vor, die in keiner öffentlichen Bibliothek Bayerns vorhanden sind.

Längsreihen akrodont, pleurodont oder in Gruben angewachsen. Sie sind zwar meistens einfach spitzig, öfters aber auch mehrspitzig und differenziert und zeigen so teils eine Fleisch-, teils aber auch eine Pflanzenernährung ihrer Träger an.

Der Hals ist sehr kurz, auch der Schwanz in der Regel nicht lang, und gewöhnlich sind 20—25 präsacrale und zwei oder ein sacraler, amphicöler Wirbel und dazwischen *Intercentra* vorhanden mit plumpen

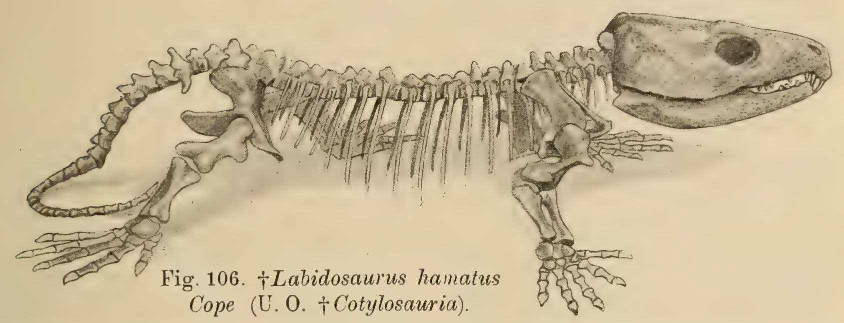


Fig. 106. †*Labidosaurus hamatus Cope* (U. O. †*Cotylosauria*).
Perm, Texas (abgeändert aus Broili 1908). Skelett rekonstruiert, ungefähr 1/4. Zehengliederzahl unsicher, wohl zu niedrig.

Neuralbogen und mit einköpfigen, seltener mit zweiköpfigen Rippen. Bauchrippen sind fast nur bei einigen triasischen Genera, dorsale Panzerplatten bei mehreren permischen nachgewiesen (Fig. 106).

Im Brustgürtel schließen sich an das T-förmige *Episternum* plattige *Coracoidea* und meist auch *Procoracoidea* an und davor noch *Claviculae* und in der Regel auch *Cleithra* am Vorderrand der gestreckten *Scapulae*. Im geschlossenen Beckengürtel besitzen die *Ossa pubis* je ein *Foramen pubicum* (Fig. 73, S. 71). Die Zehen der Gehbeine endlich sind leider nur selten bekannt, hatten aber wohl in der Regel (I.) 2, (II.) 3, (III.) 4, (IV.) 5, (V.) 3 Glieder.

Die †*Cotylosauria* verknüpfen also in mancher Beziehung die †*Stegocephali* mit mehreren alten Reptilgruppen. Ihre Reste finden sich fast nur in Süßwasserablagerungen, vor allem des Perms von Texas und Neumexiko. Eine Familie findet sich im Perm Südafrikas, und dürftig bekannt sind sie auch aus dem Perm und der Trias Europas sowie Südafrikas und wohl auch aus dem obersten Karbon von Europa und Nordamerika. Vor allem nach ihrer Kieferbezahnung und Schädelausbildung kann man drei Gruppen mit wenigen, kleinen Familien unterscheiden, deren Mitglieder aber nur z. T. in ganzen Skeletten bekannt sind. Die triasischen †*Procolophonia* unterscheiden sich von den anderen

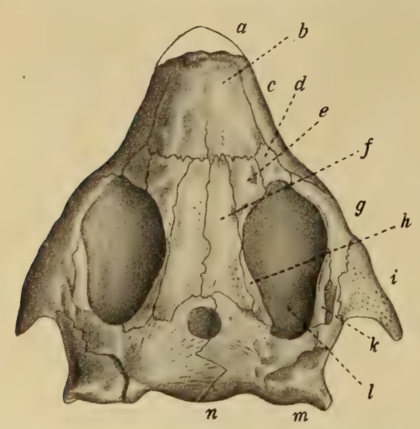


Fig. 107. †*Procolophon trigonoceps Owen* (O. †*Theromora*, U. O. †*Cotylosauria*, †*Procolophonia*).

Trias (Tafelberg-Sandstein). Kap der guten Hoffnung, Kapkolonie (aus Seeley 1888). Schädel von oben, $^1/_1$. *a* Lage der Nasenlöcher, *b* großes *Nasale*, *c* große *Maxilla*, *d ? Lacrymale*, *e Praefrontale*, *f* langes *Frontale*, *g Jugale*, *h Postfrontale*, *i Quadratojugale*, *k Postorbitale*, *l* wahrscheinlich vereinigte Schläfen- und Augenöffnung, *m ? Sqamosum*, *n Parietale* mit großem Scheitelloch.

in ihrem Brustgürtel, im Besitz von Bauchrippen und hauptsächlich in der anscheinend eine Schläfenöffnung mitumfassenden, längsgestreckten Augenhöhle (Fig. 107).

Eine kleine Gruppe von mittelgroßen Reptilien, die **†*Pelycosauria***, umfassen nur im Perm Nordamerikas einige gut bekannte Genera, während man aus dem Europas nur dürftige Reste und aus dem Oberkarbon beider Kontinente, wie aus der deutschen mittleren und unteren Trias nur ganz fragliche kennt.

Es waren wohl Landraubtiere, weil von ihren spitzen, in Alveolen steckenden Kieferzähnen einige vordere sehr stark sind und ihre fünfzehigen Gehfüße in wohlentwickelten Klauen enden. Der Schädel besitzt stets ein Scheitelloch und jederseits eine seitliche, selten auch eine kleine obere Schläfenöffnung, die Oberkiefer und Nasenbeine sind zwar groß, die Schnauze ist aber höchstens mäßig gestreckt (Fig. 115, S. 117). Die zwei äußeren und inneren Nasenlöcher liegen vorn, und die langen, bezahnten *Pterygoidea*, neben denen sich *Ossa transversa* und *Epipterygoidea* vorfinden, stoßen median nicht zusammen. Die öfters hohen Unterkieferäste verbinden sich nur in einer sehr kurzen Symphyse. Die amphicölen Wirbel, zwischen denen öfters *Intercentra* nachgewiesen sind, zeigen bei manchen Formen eine eigentümliche Spezialisierung in abnorm hohen, schlanken Dornfortsätzen (Fig. 115, S. 117). Es sind 2—3 Kreuzbeinwirbel vorhanden und ein- oder zweiköpfige Rippen, bei einigen Formen auch Bauchrippen, und der Schwanz ist manchmal wohl nicht lang. Am Brustgürtel sind dieselben

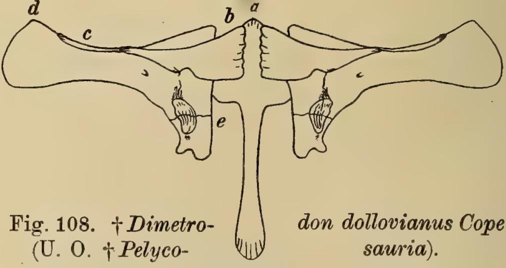


Fig. 108. †*Dimetrodon dollovianus Cope* (U. O. †*Pelycosauria*).

Perm, Texas (aus Case 1907). Brustgürtel schematisiert von unten, $^1/_{10}$. *a Episternum*, *b Clavicula*, *c Cleithrum*, *d Scapula*, *e Praecoracoideum* und *Coracoideum* mit Schultergelenk.

zahlreichen Knochen vorhanden wie bei den †*Cotylosauria* (Fig. 108), und auch das Becken ist ziemlich gleich gebaut. Sie sind also von den † *Cotylosauria* nur durch ihre Schläfengruben und die Bezahnung stark verschieden.

Ihnen gleichen aber wiederum die †***Therocephalia*** sehr. Von diesen kennt man jedoch aus dem Perm Südafrikas (untere Beaufort-Schichten) fast nur unvollständige Schädel, die nur mäßig gestreckt und höchstens wenige dm lang sind (Fig. 109). Sie haben jederseits nur eine große, obere Schläfenöffnung, und ihre ganz vorn liegenden Nasenlöcher sind höchstens durch aufsteigende Fortsätze der *Praemaxillae* getrennt. Diese tragen 5—8 Kegelzähne, und in den *Maxillae* befinden sich gleichfalls solche, von welchen 1—3 vergrößerte vordere wie Eckzähne funktionieren konnten. Ein wichtiger Unterschied von †*Pelycosauria* ist, daß die *Pterygoidea*, auf welchen zuweilen auch kleine Zähne nachgewiesen sind, median kaum getrennt sind, und endlich soll das *Dentale* des Unterkiefers einen hohen Kronfortsatz bilden zum Ansatz der bei diesen Raubtieren wohl starken Schläfenmuskeln.

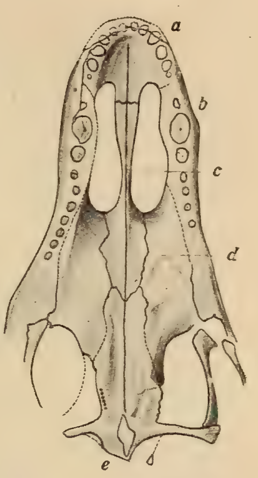


Fig. 109. †*Scylocosaurus Sclateri Broom* (1903). (U. O. †*Therocephalia*).

Perm, Colesberg in Kapland. Unvollständiger Schädel von unten, $^1/_2$. *a Praemaxilla* mit Resten von 6 Zähnen, *b Maxilla* mit starkem zweiten Zahn, *c Vomera*, daneben Choanen, *d Palatinum*, *e Pterygoideum* mit Zähnchen.

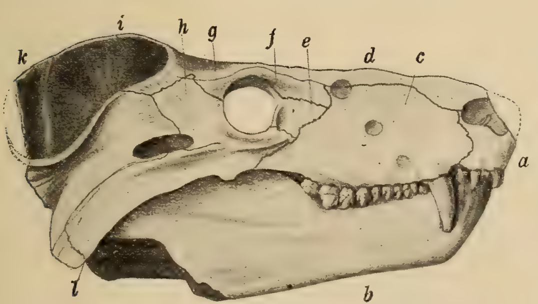


Fig. 110. † *Cynognathus crateronotus Seeley* (1895). (U. O. † *Theriodontia*).

Binnenländische Trias (obere Beaufort-Schichten), Kapland. Schädel seitlich, $^1/_6$. *a Praemaxilla* mit 4 Kegelzähnen, darüber Nasenloch, *b* großes *Dentale* mit starkem Kronfortsatz, *c Maxilla* mit Eckzahn und mehrzackigen Backenzähnen, *d* langes *Nasale*, *e ? Lacrymale*, *f ? Praefrontale*, *g Postfrontale*, *h Jugale*, *i Parietale*, *k Squamosum* hinter und unter der weiten Schläfenöffnung, *l* sehr kleines *Quadratum* mit dem *Articulare* des Unterkiefers gelenkend.

In etwas vollständigeren Resten sind wenigstens manche † ***Theriodontia*** aus der Trias (obere Beaufort-Schichten) Südafrikas bekannt. Sie schließen sich zwar in vielem an die vorigen an, zeigen aber ganz auffällige Ähnlichkeiten mit Säugetieren. Es erscheint nämlich das Kiefergebiß in einwurzelige, in Alveolen steckende Schneide-, Eck- und Backenzähne differenziert, indem hinter den spitzen Prämaxillar-

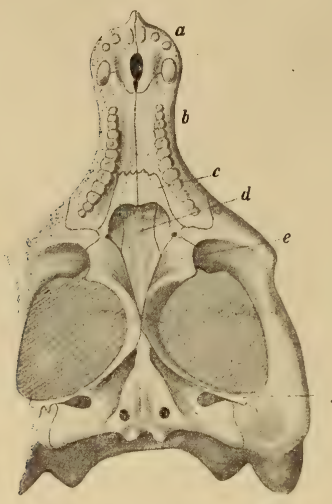


Fig. 111. †*Gomphognathus spec.* (U. O. †*Theriodontia*). Trias (obere Beaufort-Stufe), Kapland (aus Broom 1902). Schädelrekonstruktion von unten, ungefähr $^1/_3$. *a Praemaxilla* mit 3 Kegelzähnen, *b Maxilla* mit Eckzahn und geschlossener Reihe stumpfer Backenzähne, *c Palatinum* mit *Praemaxilla* und *Maxilla* zusammen wie bei Säugetieren eine sekundäre Gaumenplatte bildend, dahinter *d* Choanen durch *Vomer* getrennt, *e Pterygoideum*, *f* sehr kleines *Quadratum*.

zähnen und dem vorragenden, kegelförmigen Eckzahn bei den Raubtieren (Überfamilie †*Cynodontia*, Fig. 110) ähnlich, wie z. B. bei manchen Robben, Zähne folgen, die vor und hinter der Hauptspitze Nebenzacken besitzen, bei Pflanzenfressern (†*Gomphodontia*, Fig. 111 und 112) aber eine geschlossene Reihe von Zähnen mit stumpfen, querovalen, am Rande oft höckerigen Kronen, also zum Kauen geeigneten Backenzähne. Ein Zahnwechsel soll aber nicht stattfinden.

Dazu kommt noch wie bei Säugetieren eine sekundäre Gaumenplatte, da horizontale, bis zur Mediane sich zusammenschließende Teile der *Praemaxillae, Maxillae* und *Palatina* die durch einen senkrechten *Vomer* getrennten Nasengänge erst am Hinterende der Zahnreihen münden lassen (Fig. 111). Weiterhin ist das Scheitelloch im Schwinden, die *Quadrata* sind ungewöhnlich klein und die Seitenteile des Hinterhaupthöckers so stark, daß das Gelenk dem zweiteiligen der Säugetiere und Amphibien gleicht (Fig. 111). Die *Dentalia* des Unterkiefers besitzen auch hier einen hohen Kronfortsatz und sind so groß, daß sie sich mit den Unterkieferästen der Säugetiere vergleichen lassen (Fig. 110 und 112). Es hängt das wohl wie bei dem Dinosaurier †*Triceratops* (Fig. 90*A*, S. 89) mit der ähnlichen Funktion der Backenzähne und der entsprechend starken Entwicklung der Schläfenmuskeln als Kaumuskeln zusammen. Das übrige Skelett ist nur bei wenigen Formen einigermaßen bekannt, es sind darnach die Rippen größtenteils zweiköpfig und meist zwei, selten vier Kreuzbeinwirbel und ein nur kurzer Schwanz vorhanden.

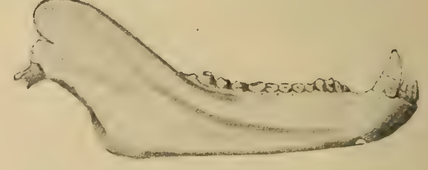


Fig. 112. †*Gomphognathus Kannemeyeri Seeley* (1895). (U. O. †*Theriodontia*). Trias (obere Beaufort-Stufe), Burghersdorp, Kapland. *Dentale* des Unterkiefers mit hohem Kronfortsatz seitlich, vordere Zahnspitzen ergänzt, $^1/_3$.

Die Gürtel und Beine endlich lassen sich ebenso mit denjenigen der anderen †*Theromora*, wie mit denen primitiver Säugetiere vergleichen. So ist, wie bei letzteren, aber auch wie bei †*Pareiasaurus*,

einem †*Cotylosaurier*, an der *Scapula*, die übrigens mit dem *Praecoracoideum* und *Coracoideum* verschmolzen ist, ein Schulterfortsatz *(Acromion)* vorhanden und in dem geschlossenen Becken ein *Foramen ischiopubicum* (Fig. 113). Endlich scheinen die bekrallten Zehen wie übrigens auch bei manchen Schildkröten nur je (I.) 2, (II.) 3, (III.) 3, (IV.) 3, (V.) 3 Glieder, also wie bei normalen Säugetieren, zu besitzen.



Fig. 113. †*Diademodon mastacus Seeley* (U. O. †*Theriodontia*).
Trias (obere Beaufort-Stufe), Aliwal-North, Kapland (aus Broom 1905). Rekonstruktion der linken säugetierähnlichen Beckenhälfte, $^1/_2$. Unter der von *Ilium, Ischium* und *Os pubis* gebildeten Hüftgelenkpfanne zwischen letzteren beiden *Foramen ischiopubicum* (= *obturatum*).

Das soll auch bei den †***Anomodontia*** der Fall sein, die dazu in ihrem sekundären Gaumen, bei dem jedoch die *Palatina* in der Regel nicht in der Mediane zusammenstoßen, den vorigen gleichen. Sonst aber ist ihr wenige cm bis mehrere dm langer Schädel eher dem der †*Therocephalia* ähnlich. Unterscheidend ist für ihn, daß die Nasenlöcher außer bei †*Lystrosaurus* zwar weit vorn liegen, aber getrennt sind, daß die *Squamosa* groß, die *Quadrata* aber klein sind, und daß das Hinterhauptsgelenk einfach bis dreiteilig ist, während am Unterkiefer die Symphyse fest und ein Kronfortsatz nicht ausgebildet wird (Fig. 114). Letzteres hängt vielleicht mit der meist sehr starken Gebißreduktion zusammen; es sind nämlich höchstens in ihm und in den *Maxillae* entweder 1—3 Längsreihen von Zähnen vorhanden, wie bei den nur süd-

Fig. 114. †*Gordonia Traquairi Newton* (1892). (U. O. †*Anomodontia*).
Grenze von mittlerer und oberer Trias (Elgin-Sandstein), Schottland. Abguß des Abdrucks des Schädels und Unterkiefers, seitlich, $^1/_2$ circa. *a Praemaxilla*, darüber Nasenloch, *b Maxilla* mit einem Hauer, *c ?Lacrymale, d Nasale, e ?Praefrontale, f Frontale*, darunter Augenhöhle, *g ? Postfrontale*, (*? Postorbitale*), *h Parietale*, darunter Schläfenloch, *i Squamosum, k Quadratum, l Pterygoideum, m* unvollständiger zahnloser Unterkiefer.

afrikanischen †*Endothiodontidae*, oder sie sind zahnlos und waren wohl mit Hornscheiden wie bei den Schildkröten bewehrt, außer daß meistens vorn im Oberkiefer ein Eckzahn vorragt, so bei den †*Dicynodontidae* z. T. anscheinend nur bei den Männchen. Von dem nur unvollkommen bei wenigen Formen bekannten, sonstigen Skelett ist nur hervorzuheben, daß einköpfige Brustrippen und vier Kreuzbeinwirbel vorhanden sind.

Es waren wohl schwerfällige Sumpfbewohner, deren Reste vor allem im oberen Perm und in der Trias Südafrikas (Beaufort-Schichten), vereinzelt auch im Perm Vorderindiens (Panchet Stufe), dem oberen Perm Rußlands und in der Grenzschicht von mittlerer und oberer Trias Schottlands gefunden sind. Demnach waren sie in der alten Welt sehr weit verbreitet.

Geologische Verbreitung und Entwicklung der Reptilien.

In der Gegenwart spielen die Reptilien keine große Rolle, wenn sie auch sehr weit verbreitet sind. Sie finden sich kaum nördlich des 60° n. Br. und südlich des 50° s. Br. und sind auf dem Lande, sowie im Süßwasser warmer Länder in Formenfülle und Größe am reichsten entfaltet. Nur wenige Schildkröten und Schlangen aber leben in wärmeren Meeren, auch Krokodile schwimmen manchmal hinaus. Von *Rhynchocephalia* endlich gibt es nur eine küstenbewohnende Art auf einer Insel bei Neuseeland.

Gerade aus den heute wichtigsten Wohngebieten kennt man nun noch sehr wenige fossile Reste, und eben für die jetzt allein formenreichen Eidechsen und Schlangen sind die Erhaltungsmöglichkeiten nicht groß. Denn kleine Tiere, noch dazu mit sehr leicht gebauten Schädeln werden ja nur bei besonders günstigen Umständen in ausreichender Weise fossil überliefert. Deshalb kann es nicht verwundern, wenn wir über ihre Vorgeschichte noch äußerst ungenügend unterrichtet sind. Viel besser steht es natürlich mit der Erhaltung so stattlicher Süßwasserbewohner wie der *Crocodilia* und mit der von festen Schildkrötenpanzern.

Schon für die Tertiärzeit, die ja im wesentlichen eine Periode wärmeren Klimas war, haben wir Beweise anderer und hauptsächlich wohl weiterer Verbreitung mancher Reptilgruppen und von z. T. etwas reicherer Entfaltung. Man fand in Europa, Nordamerika, Indien und Nordafrika *Crocodilia* und *Chelonia*, z. B. das jetzt auf Südostasien beschränkte, langschnauzige *Tomistoma* im Jungtertiär der Mittelmeerländer und auch im Alttertiär Ägyptens. *Crocodilus* selbst lebte ebenso

wie die Süßwasserschildkröte *Trionyx* während der ganzen Tertiärzeit in Europa, und es kamen in Mitteleuropa wie in Nordamerika auch jetzt nur tropische Genera von Eidechsen und Schlangen vor.

Im Alttertiär sind einige marine Schlangen aus Europa, Ägypten und Alabama von Interesse, weil sie ausgestorbenen Familien angehören. Die jetzt auf die Südhemisphäre beschränkten, pleurodiren Süßwasserschildkröten fand man in Ägypten, Westeuropa und Vorderindien, endlich im ältesten Tertiär Westeuropas stattliche, wasserbewohnende *Rhynchocephalia*, die †*Champsosauridae*, und in dem von Tunis einen jüngsten, ungepanzerten Vertreter mariner, langschnauziger *Crocodilia*.

Trotz dieser reicheren Entfaltung ist der Übergang zu der erstaunlichen Formenfülle des Mesozoikums noch kaum vermittelt. Leider kennen wir vollständigere und zahlreiche Reste fast nur aus Europa und Nordamerika und aus der Binnentrias Südafrikas, aber schon in der oberen Kreideformation sehen wir neben nicht seltenen Schildkröten und Krokodiliern und den wenigen † *Champsosauridae* † *Theropoda* und † *Ornithischia*, weniger † *Sauropoda* reich entwickelt, außerdem einige gewaltige † *Pterodactyloidea* und in den Meeren nicht nur Schildkröten und einige Eidechsen, sondern vor allem als herrschende, charakteristische Tiere die stattlichen †*Mosasauria* und †*Plesiosauria*, weniger †*Ichthyosauria* sehr weit verbreitet. Aus der älteren Kreidezeit kennen wir aber von meerbewohnenden *Squamata* nur einige Eidechsen in Europa, dafür zahlreiche †*Ichthyosauria*, auch †*Plesiosauria*, und die wohl sumpfbewohnenden †*Sauropoda* spielen eine viel größere Rolle neben den anderen †*Dinosauria*.

Ähnlich ist es in der Juraperiode, nur fehlen hier die marinen *Squamata*, typischen Meerschildkröten und echten Krokodile. Dafür sind meerbewohnende älteste †*Crocodilia* und besonders reich †*Ichthyosauria* und †*Plesiosauria* verbreitet. Infolge besonders günstiger Erhaltungsbedingungen kennt man speziell aus Mitteleuropa die ältesten, gut erhaltenen Eidechsen neben zahlreicheren, meer- und landbewohnenden *Rhynchocephalia* und kleinen, lang- und kurzschwänzigen Flugsauriern. Doch herrschen auf dem Lande ebenso wie in der unteren Kreide offenbar die Dinosaurier in Formenfülle und Körpergröße.

Nicht unerheblich verschieden erscheinen die Verhältnisse zur Triaszeit, wahrscheinlich vor allem, weil wir hier viel mehr Reste aus festländischen Ablagerungen kennen als aus der Kreide- und Jurazeit und viel weniger marine. Von Meeresbewohnern fand man nur die ältesten †*Ichthyosauria* (†*Mixosauridae*) sowohl in Europa wie in Nordamerika, also weiter verbreitet, die † *Thalattosauridae* (*Rhynchocephalia*) nur in Kalifornien, die †*Nothosauria* und †*Placodontia* aber nur in Mitteleuropa. Während ferner die äußerst dürftigen Reste ältester † *Ornithopoda* in

der obersten Trias Nordamerikas, ältester † *Pterosauria* in der Europas, sowie weitere wahrscheinlich zu Eidechsen und *Rhynchocephalia* gehörige Reste uns noch wenig sagen, sind die ältesten, Pleurodiren ähnlichen, z. T. wahrscheinlich landbewohnenden Schildkröten der oberen Trias Württembergs (Fig. 116, S. 119) und die ältesten, weit verbreiteten Raubdinosaurier sehr bemerkenswert (Fig. 69, S. 67). Neben ihnen spielten in ebenfalls weiter Verbreitung die † *Parasuchia* offenbar dieselbe Rolle wie später die Krokodilier; vor allem aber sind es unter den Land- und Sumpfbewohnern die † *Anomodontia* Südafrikas und Schottlands, die zahlreichen † *Theriodontia* Südafrikas, die jüngsten? † *Pelycosauria* Europas und die jüngsten † *Cotylosauria* († *Procolophonia*, Fig. 107, S. 110) Europas und Südafrikas, welche als Raubtiere und Pflanzenfresser ungefähr den Platz der heutigen Säugetiere einnahmen.

Die zwei letzten Gruppen sind schon im Perm, aus dem man ebenso wie aus der unteren Trias nur Land- und Süßwasserbewohner kennt, neben *Rhynchocephalia* reich entfaltet. Südafrika war besonders formenreich, indem dort † *Cotylosauria*, † *Therocephalia*, † *Anomodontia*, † *Mesosauria* und fragliche *Rhynchocephalia* nachgewiesen sind. Seine Süßwasser bewohnenden † *Mesosauria* deuten auf einen faunistischen Zusammenhang mit Brasilien hin und einige † *Theromora*, speziell † *Cotylosauria* auf einen mit Europa. Nordamerika mit seinen zahlreichen † *Cotylosauria* und † *Pelycosauria* scheint aber ein besonderes Gebiet gewesen zu sein. Aus seinem und dem europäischen Oberkarbon kennt man endlich sehr wenige und unvollständige älteste Reptilreste, wahrscheinlich kleine † *Cotylosauria* und † *Pelycosauria*.

Da die meisten fossilen Reptilien bloß in höchst ungenügenden Resten bekannt sind und nur in gewissen Schichten, die durch fast oder ganz fossilere getrennt sind, in der Regel auch nur an bestimmten Lokalitäten reichliches, gutes Material zu finden ist, und weil wir speziell außerhalb Europas und Nordamerikas und im Karbon erst im Anfange unseres Wissens stehen, sind wir uns über die Stammbäume der Reptilien fast völlig im Unklaren. Besonders ist hervorzuheben, daß uns schon im Perm eine Anzahl stark verschiedener und z. T. spezialisierter Gruppen entgegentritt (Fig. 115), und daß in der Trias unvermittelt so spezialisierte Gruppen wie † *Ichthyosauria*, † *Placodontia*, † *Thalattosauria*, *Chelonia* und † *Pterosauria* gefunden sind. Deshalb können hier nur einige schon erkannte Gesetzmäßigkeiten oder Entwicklungen im kleinen erwähnt und gewisse auffällige Ähnlichkeiten hervorgehoben werden.

So dürfte der Umstand, daß unter den ältesten Reptilien die † *Cotylosauria* im Schädeldach (Fig. 105, S. 108) und in manchen Extremitäten-

teilen den z. T. gleichalterigen ältesten Amphibien, den †*Stegocephali* (Fig. 9, S. 7) gleichen, für einen Zusammenhang beider sprechen. Sehr beachtenswert sind auch die Ähnlichkeiten einerseits triasischer †*Theriodontia* (Fig. 110, S. 111) mit niederen Säugetieren, speziell mit *Monotremata* und Beuteltieren (Fig. 141, S. 164), andererseits die der †*Ornithopoda* mit Vögeln, die den Gedanken gemeinsamer Abstammung nahelegen. Es ist aber zu betonen, daß keine bekannten Formen sich irgendwie als direkte Zwischenglieder eignen, sind doch z. B. bei keinem Dinosaurier *Claviculae* nachgewiesen, die wir bei Ahnen der Vögel finden müßten. Auch sind alle bekannten †*Cotylosauria* zu spezialisiert und z. B. im Bau der Schädelunterseite ganz von †*Stegocephali* verschieden und sollen die den Säugetieren ähnlichsten †*Theriodontia* keinen Zahnwechsel besitzen.

Fig. 115. †*Dimetrodon incisivus Cope* (U. O. †*Pelycosauria*).
Perm, Texas (abgeändert aus Case 1910). Skelett, $^1/_{12}$. Die Wirbelkörper und oberen Rippenenden sowie die etwas verschobene Beckenhälfte nach anderen Exemplaren verbessert.

Bei dem hohen Alter der *Rhynchocephalia* und ihren vielen, primitiven Merkmalen: dem Besitz von zwei Schläfenbögen, weit vorn gelegenen Choanen, akrodonten, nicht auf die Kiefer beschränkten Zähnen, von amphicölen Wirbeln und Bauchrippen, liegt es nahe, sie als Ausgangsgruppe mancher anderer Ordnungen, so der Eidechsen, †*Parasuchia*, *Crocodilia*, †*Dinosauria* und †*Pterosauria* zu betrachten. Aber die kleinen Formen sind viel zu selten bekannt, deshalb ist hier nur noch

zu erwähnen, wie konstant und langlebig gerade die primitiveren, die †*Sphenodontidae,* sind, und daß sie sich bloß auf einer entlegenen Insel bis in die Gegenwart halten konnten, sowie daß die stattlichsten, die wasserbewohnenden †*Champsosauridae* (Fig. 81, S. 79), erst spät auftreten.

Bei den Eidechsen dürften Landbewohner die Vorfahren der †*Aigialosauridae* der unteren Kreide sein und von ihnen sich unter vollständiger Anpassung an das Schwimmleben und unter Größenwachstum die †*Mosasauria* ableiten lassen, die einen eigenartigen Typus mariner Schwimmer darstellen (Fig. 77, S. 76). Die Gattungen der *Squamata* scheinen übrigens in der Regel nicht langlebig zu sein, denn schon im Alttertiär sind es größtenteils nicht mehr lebende; manche Familien lassen sich aber bis in das jüngere Mesozoikum zurückverfolgen.

Anders bei den Schildkröten, wo schon mehrfach rezente Gattungen im Alttertiär, ja sogar in der obersten Kreide nachgewiesen sind und selbst die ältesten, allerdings nur in Panzern bekannten typische Land- und Süßwasser bewohnende Formen sind (Fig. 116). Immerhin scheinen schon in der unteren Kreide nur jetzt nicht mehr vorhandene Familien vorzukommen. Die zuerst herrschenden stehen in ihrem festen und meist ganz geschlossenen Panzer mit voller Plattenentwicklung und in der engen Verbindung von Becken und Panzer den *Pleurodira* am nächsten, einer jetzt kleinen und auf das Süßwasser der Südhemisphäre beschränkten Gruppe. Oberjurassische und kretacische Formen mit größeren Panzerlücken, weniger Platten und mit Krallenfüßen (Fig. 95, S. 98) lassen dann vermuten, daß die marinen Formen von Küstenbewohnern stammen, also in ihren Ruderfüßen und ihrem schwachen Panzer nicht primitiv sind. Manche, auch alttertiäre Seeschildkröten sollen dafür sprechen, daß das Hautmosaik der Lederschildkröten nach der Panzerreduktion, also sekundär erworben ist.

In mancher Beziehung anders stellt sich zurzeit die Geschichte der *Crocodilia* dar, deren Genera z. T. gleichfalls sehr langlebig sind, da z. B. *Crocodilus* schon in der oberen Kreide Europas vorkommen soll. Die ältesten bekannten sind hier alle marin und erweisen sich in ihren amphicölen Wirbeln, den weiten, oberen Schläfenlöchern und den nicht bis hinten knöchern unterwölbten Nasengängen als primitiver, einige in Anpassungserscheinungen an das molchartige Schwimmen aber zugleich als spezialisiert (Fig. 83, S. 82). Speziell in der Kreideformation findet man nun in jenen Eigenschaften Übergänge zu den seit dem Tertiär allein vorhandenen Formen. Doch kommen jene marinen Formen selbst, deren letzter Vertreter sich noch im untersten Tertiär von Tunis findet, als Ahnen kaum in Betracht, ebensowenig aber auch die triasischen †*Para-*

suchia, bei welchen schon die abweichende Schnauzenentwicklung gegen eine direkte Verwandtschaft spricht. Die Ähnlichkeit beruht jedoch wohl nicht nur auf Konvergenz, sondern wohl auch darauf, daß sie durch †*Aëtosauria*-artige Zwischenformen auf eine gemeinsame *Rhynchocephalia*-Stammgruppe zurückgehen könnten.

Solche Tiere haben auch vieles mit den primitivsten †*Dinosauria* gemeinsam. Es finden sich jedoch in der oberen Trias Deutschlands neben derartigen vierfüßigen †*Theropoda* schon typische zweibeinige (Fig. 117), und die †*Sauropoda* mögen wohl von ersteren abzuleiten sein, die drei Gruppen der †*Ornithischia* stehen aber noch isoliert da. Ihre vogelähnliche Beckenausbildung (Fig. 119, S. 123) spricht dafür, daß sie von ursprünglich zweibeinigen Tieren stammen, bei ihnen wäre demnach das Gehen auf vier Füßen etwas sekundäres. Bei den †*Dinosauria* kennt man aber doch schon im kleinen Anfänge einer Stammesgeschichte, z. B. im Größerwerden und in Spezialisierungen. Erst in der Kreidezeit finden sich die größten und auch die im Gebiß, Rückenstacheln und Panzer eigenartigsten (Fig. 118, S. 121).

Fig. 116. †*Proterochersys nov. spec. E. Fraas* (U. O. †*Amphichelydia* oder *Pleurodira*).

Obere Binnentrias (Stubensandstein), Württemberg (nach einem Gipsabguß des Orig.). Steinkern mit Skelettresten der ältesten Süßwasser- oder Landschildkröte, seitlich und ein wenig von unten, $^{1}/_{3,5}$. Abdruck der Innenseite des hochgewölbten Rückenpanzers und der Rippen, Becken mit dem *Ilium* am Rückenpanzer, mit *Ischium* und *Os pubis* am Bauchpanzer angewachsen. An diesen Furchen als Grenzen der Hornplatten; breite Knochenbrücke zwischen Bauch- und Rückenpanzer vorn unvollständig.

Besonders interessant ist auch ihre Verbreitung. Man fand noch keine †*Dinosauria* in Neuseeland, Osteuropa und in Asien außer Vorderindien, nördlich des 55° n. Br. und südlich des 50° s. Br. In den andern Gebieten wies man allerdings auch erst in Europa und Nordamerika zahlreichere in allen Hauptstufen des mittleren und oberen Mesozoikums und nur selten in genügenden Resten nach. Offenbar sind die Raubtiere (†*Thero-*

poda) zeitlich und geographisch am weitesten verbreitet. Die anderen waren ja mehr oder minder auf bestimmte Nahrung angewiesen, also von klimatischen und örtlichen Verschiedenheiten abhängiger. Deshalb findet man auch erstere mit allen möglichen anderen †*Dinosauria* zusammen, die wohl ihre Hauptnahrung bildeten, während †*Sauropoda* und †*Ornithischia* gewöhnlich an getrennten Lokalitäten häufig sind. Ob übrigens Genera der †*Theropoda* zeitlich und räumlich so weit verbreitet waren, wie mehrfach angegeben wird, z. B. von †*Megalosaurus*, erscheint sehr fraglich, denn meistens liegen nur äußerst dürftige Reste vor, und die große Mehrzahl der Dinosauriergenera bietet ein gegenteiliges Bild. Doch sind anscheinend einige wenige Genera der †*Sauropoda* und †*Ornithischia* Europa und Nordamerika gemeinsam. Für die Zeit der mittleren Oberkreide z. B. sind auf dem nordamerikanischen Festlande ungefähr 6 Genera †*Theropoda*, 2 †*Ornithopoda*, 5 †*Stegosauria* und 3 †*Ceratopsia* nachgewiesen, im europäischen Archipel nur ein †*Theropode*, 2 †*Ornithopoda* und 2 †*Stegosauria* und auf Madagaskar ein †*Theropode*. Da die Genera dieser Gebiete verschieden sind und dazu die †*Ceratopsia* nur in Nordamerika gefunden werden, muß man für sie getrennte tiergeographische Gebiete annehmen, was mit den Annahmen der Geologen über die damalige Verbreitung von Meer und Land gut übereinstimmt. Endlich ist das völlige, rasche Verschwinden der †*Dinosauria*, die für die Festländer des Mesozoikums so charakteristisch und noch in der obersten Kreide reich entfaltet und weit verbreitet waren, höchst auffällig.

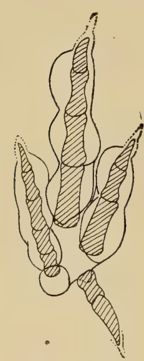


Fig. 117. † *Anchisauripus dananus Hitchcock sp.* (U. O. †*Theropoda*). Obere Süßwasser-Trias (Connecticut-Sandstein), Connecticut (aus Lull 1903). Fährte des linken Fußes, 1/4. Die Zehenknochen des obersttriasischen †*Anchisaurus colurus Marsh* (U. O. †*Theropoda*) sind eingezeichnet als Beweis, daß die Fährte von ihm stammt.

Da man vollständigere Reste von Flugsauriern fast nur aus dem Lias Englands und Süddeutschlands, dem obersten Jura von Bayern und der oberen Kreide von Kansas kennt, ist man über ihre Abstammung und Entwicklung noch im Unklaren. Bemerkenswert ist nur, daß die geologisch jüngsten kurzschwänzig, am größten und spezialisiertesten sind, daß ihre Krallen schwach und die Zähne, sowie die *Fibulae* wie bei geologisch jüngeren Vögeln völlig rückgebildet sind. Hierin äußert sich, wie so vielfach im Bau der eigenartigen Tiere, eine Konvergenz offenbar nur infolge ähnlicher Lebensweise. Daß man fast alle Reste in marinen Ablagerungen findet, ist wohl nicht nur durch Einschwemmung zu erklären, sondern damit, daß sie als Fischfresser am Meere lebten und oft weit hinausflogen.

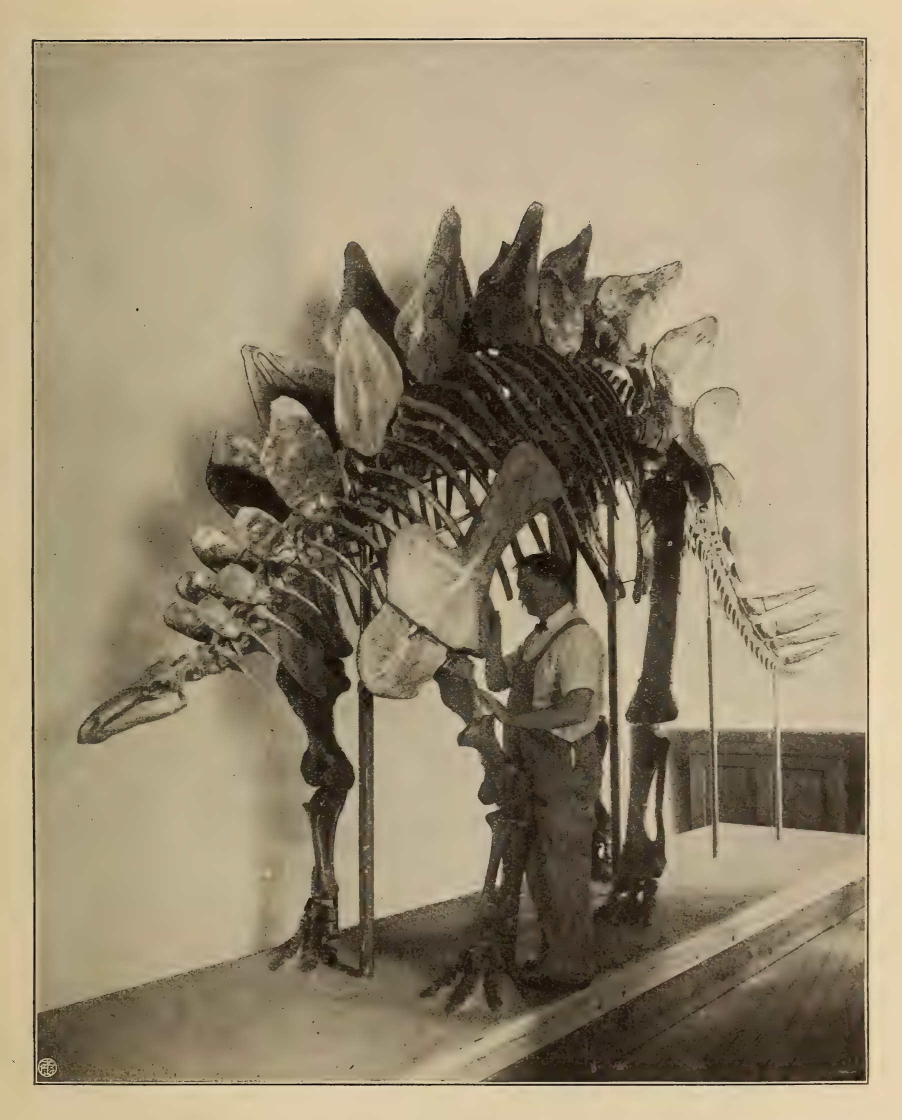


Fig. 118. †*Stegosaurus ungulatus Marsh* (U. O. †*Ornithischia*, †*Stegosauridae*).

Unterste Kreide (Como-Schichten), Wyoming (nach einer Photographie des Originals im Peabody-Museum, New Haven). Aus den Resten zweier Individuen montiertes Skelett schräg von der Seite, $^{1}/_{28}$ ungefähr. Es ist ungewiß, ob die Beine steil oder reptilartig gestellt und ob die Rückenplatten und Stacheln paarig oder alternierend angeordnet waren.

Eine ebenso alleinstehende, aber an das Schwimmleben im Meere wie die Delphine angepaßte Ordnung sind die †*Ichthyosauria*. Man kennt sie am häufigsten und formenreichsten aus dem Lias Europas und aus dessen oberer Stufe in den größten Vertretern, aber auch in dem dortigen oberen Jura und in der unteren Kreide sind sie noch gut vertreten, sonst aber meist nur dürftig und in der alpinen Juraprovinz fast garnicht. Nach der Spärlichkeit ihrer oberkretacischen Reste zu schließen sind sie allmählich ausgestorben. Die Arten scheinen größtenteils lokal und kurzlebig gewesen zu sein, von den Genera ist nur †*Ichthyosaurus* sehr langlebig, indem er mindestens vom untersten Jura bis in die untere Kreide nachgewiesen ist.

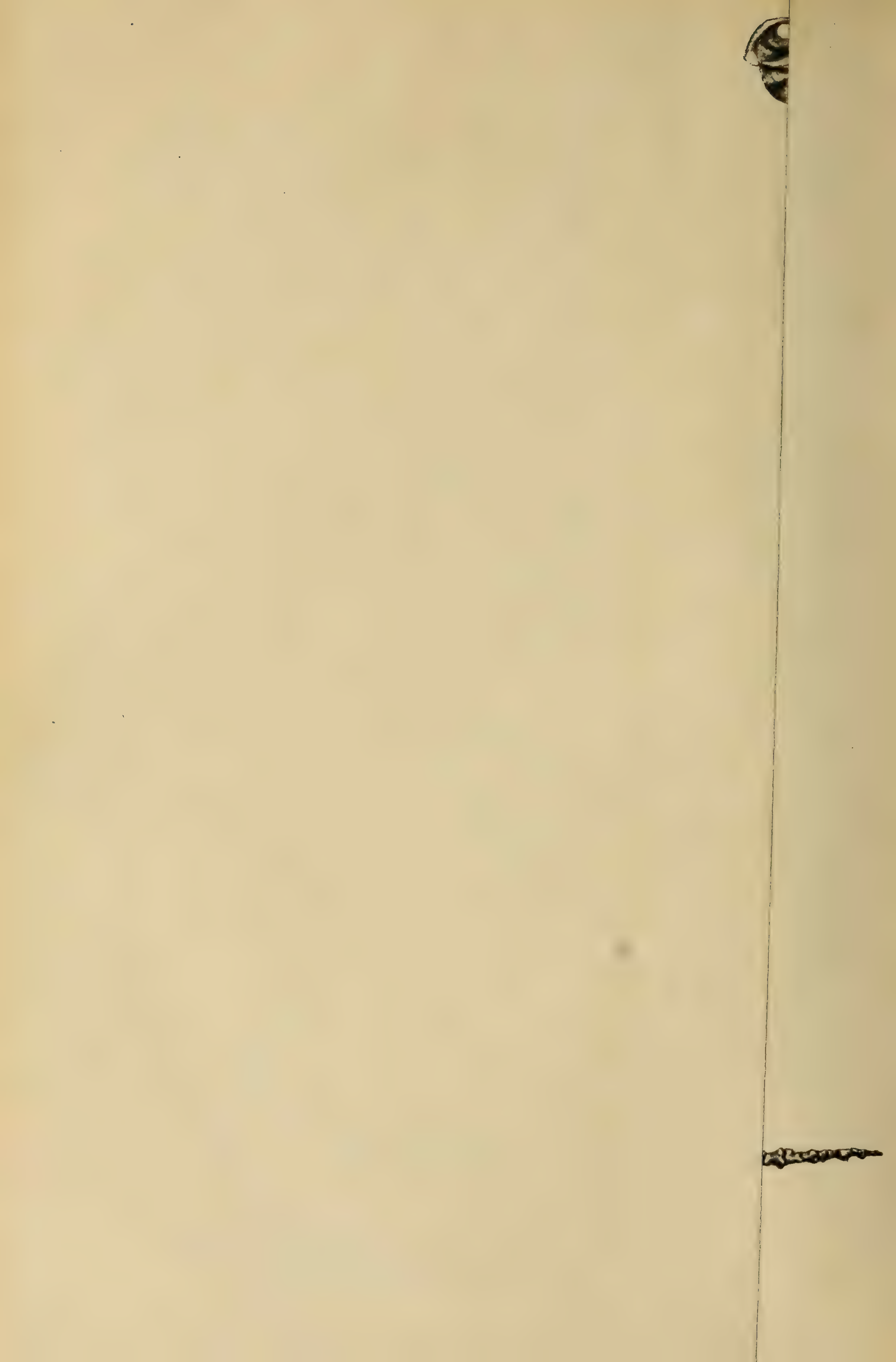
Die ältesten triasischen sind primitiveren Landreptilien noch ähnlicher, und die weitere Entwicklung bietet viele Vergleichspunkte mit jener der Zahnwale, so z. B. in der Gebiß- und Beckenreduktion (Fig. 101, S. 104 und Fig. 103, S. 106), der Verkürzung der Vorderextremitäten, der Vermehrung der Zehenglieder (Hyperphalangie) und der Verschmelzung der ersten Halswirbel. Aber die Hinterextremitäten werden nie ganz rückgebildet, es kommt auch eine Vermehrung der Zehen vor (Hyperdaktylie), der so eigentümliche Schwanz ist ganz anders spezialisiert als derjenige der Wale, und er wird bei den jüngeren Formen wie auch in der Ontogenie (Fig. 103, S. 106) verkürzt.

Eine ganz ähnliche geologische Verbreitung haben die †*Sauropterygia*, die aber, in der Trias auf Europa beschränkt, hier schon formenreich erscheinen und erst im oberen Jura Europas und Nordamerikas ihre größten Vertreter besaßen. Auch hier treten die Genera bis auf †*Plesiosaurus*, der mindestens vom unteren Lias bis in die untere Kreide vorkommt, in der Regel zeitlich und auch örtlich nicht sehr verbreitet auf.

Die primitivsten sind offenbar die †*Nothosauria*, welche speziell in den Extremitäten noch Landbewohnern gleichen und z. T. ziemlich klein sind (Fig. 97, S. 109). Allerdings kennt man schon fast gleichzeitig †*Plesiosauria*, und die Beschaffenheit ihres Gaumens (Fig. 70, S. 69) spricht nicht für eine direkte Abstammung. Die weitere Spezialisierung der freien Vordergliedmaßen läßt sich zwar mit der bei den †*Ichthyosauria* und Walen vergleichen, aber die Anpassung an das Schwimmleben im Meere erfolgte in ganz anderer Richtung, da die Tiere wohl wie Schildkröten mit allen vier Flossen ruderten. Die ventralen Skeletteile lassen sich auch mit dem Bauchpanzer der Seeschildkröten vergleichen, sind jedoch nicht homolog und lagen innerhalb der Muskeln, die infolge der Flossenfunktion wohl stark ausgebildet waren (Fig. 99, S. 101).

Eine Konvergenz im Körperbau zu den Schildkröten zeigen auch die auf Europa beschränkten †*Placodontia*, die im Gebiß Conchylien fressenden





Ganoidfischen des Mesozoikums gleichen (S. 32). Eine Entwicklung erscheint in der Zahnreduktion und in der Ausbildung von Knochenhöckern bei der jüngsten Form (Fig. 100, S. 103) angedeutet.

Nicht unerheblich anders sind schon in den Körperproportionen die †*Mesosauria* des unterpermischen Süßwassers spezialisiert. Es erscheint deshalb viel fraglicher als bei den †*Placodontia*, ob sie mit den †*Sauropterygia* gemeinsame Ahnen hatten.

Warum übrigens die dem Leben im Meer anscheinend so vorzüglich angepaßten †*Mosasauria*, †*Ichthyosauria* und †*Plesiosauria* am Ende der Kreidezeit völlig ausstarben, ist noch ganz rätselhaft.

Besonderes Interesse bieten endlich die so formenreichen und mannigfach differenzierten †*Theromora*. Ihre Genera erscheinen in der Regel kurzlebig, denn nur wenige †*Anomodontia* (†*Dicynodon* und †*Udenodon*) kennt man sowohl aus dem Perm als aus der Trias Südafrikas. Sie sind auch anscheinend nicht weit verbreitet, doch soll †*Pareiasaurus* (†*Cotylosauria*) des südafrikanischen Perms auch in Rußland und †*Lystrosaurus* (†*Anomodontia*) auch in Indien vorkommen. Die primitiveren †*Cotylosauria* und †*Pelycosauria* haben so vieles miteinander und mit primitiven †*Rhynchocephalia* gemeinsam, daß sie den ursprünglichsten Reptilien nahe stehen dürften. Allein der Umstand, daß im obersten Karbon eigenartig spezialisierte Dornfortsätze von Pelycosaurierwirbeln vorkommen, beweist, daß wir eine lange, uns noch völlig unbekannte Vorgeschichte annehmen müssen. Ob sich von jenen primitiveren †*Theromora* über die †*Therocephalia* die †*Theriodontia* und die †*Anomodontia* ableiten lassen, dafür ist unser Wissen ebenfalls noch zu gering; die letzteren stellen sicher einen schon in seiner schwachen Gebißausbildung einseitig spezialisierten Seitenzweig dar.

So lehrt uns die Paläontologie einstweilen im wesentlichen nur, daß die Reptilien vom Perm bis zum Ende der Kreidezeit einen Formenreichtum entfalteten und in allen möglichen Lebensbereichen eine Rolle spielten, wie sie ihre rezenten Vertreter weniger Gruppen auch nicht entfernt ahnen lassen. Wir sehen auch schon den Abstand zwischen Amphibien und Reptilien einerseits und zwischen Reptilien, Vögeln und Säugetieren andererseits im Skelettbau einigermaßen überbrückt, können für den Zusammenhang mancher Reptilgruppen Wahrscheinlichkeitsbeweise beibringen und haben hochinteressante Beispiele für Anpassung an verschiedene Lebensweise und daraus hervorgehende Konvergenzen und Parallelentwicklungen. Aber die nur fossil gefundenen Reptilien geben uns zurzeit doch viel mehr neue Rätsel zu lösen auf, als sie uns Zusammenhänge klarzulegen erlauben.



Fig. 119. † *Iguanodon bernissartensis Boulenger* (U. O. † *Ornithischia*, † *Ornithopodidae*).
Unterste Kreide (Wälderstufe) Bernissart, Belgien (wenig abgeändert aus Dollo 1883). Rekonstruiertes Skelett, $^{1}/_{26}$ ungefähr.



Jüngeres Paläozoikum		Mesozoikum			Känozoikum			
Karbon	Perm	Trias	Jura	Kreide	Diluvium und Tertiär	Gegenwart		
			—	—	—	—	1. O. Squamata	
	— ·····	····· —	····· —	····· —	— ·····	—	2. O. Rhynchocephalia	
			—	—	—	—	3. O. Crocodilia	
		— ··· —					4. O. †Parasuchia	
		—	—	—			1. U. O. †Theropoda.	5. O. †Dinosauria
			—	—			2. U. O. †Sauropoda	5. O. †Dinosauria
		?	—	—			3. U. O. †Ornithischia.	5. O. †Dinosauria
		?	— · — · —	— · — · —			6. O. †Pterosauria	
		? · —	····· ? ····· —	—	—	—	7. O. Chelonia	
		—	—	—			8. O. †Sauropterygia	
		—					†Placodontia	
	—						†Mesosauria	
		—	—	—			9. O. †Ichthyosauria	
?	—	— ?					1. U. O. †Cotylosauria	10. O. †Theromora
?	—	— · —					2. U. O. †Pelycosauria	10. O. †Theromora
	—						3. U. O. †Therocephalia	10. O. †Theromora
		—					4. U. O. †Theriodontia	10. O. †Theromora
	—	—					5. U. O. †Anomodontia	10. O. †Theromora

Diagnosen der Reptilordnungen.

4. Klasse: ***Reptilia.*** Meist gestreckte und niedere Tiere mit Hornschuppen und Schildern, oft mit Hautknochen. Innenskelett stark verknöchert. Schädel mit vielen Hautknochen, aber *Parasphenoid* reduziert. *Condylus occipitalis* fast stets unpaar, *Quadrata* meist unbeweglich, gewöhnlich ein oder zwei Paar knöchern umgrenzte Schläfenlöcher. Keine Kiemenbogen. Mehrere Halswirbel. Wirbelkörper einfach mit verschiedenen Endflächen, meistens zwei Sacral- und viele Schwanzwirbel. Rumpfrippen lang, ein- oder zweiköpfig. Meistens bekrallte Gehfüße mit zwei bis fünf Zehengliedern, selten rudimentär, öfters vordere Beine kürzer als hintere. Rezent bis Oberkarbon.

1. Ordnung: ***Squamata.*** Formenreiche Gruppe langgestreckter, mit Hornschuppen versehener Reptilien von wenigen dm bis über 10 m Länge. *Quadrata* beweglich, höchstens obere Schläfenbogen entwickelt, Zähne akro- oder pleurodont, meist konisch. Wirbel allermeist procöl und oft mit Zygosphen. Rippen zahlreich, einköpfig, keine Bauchrippen. Keine oder zwei Sacralwirbel. Geh-, Kletter- oder Ruderfüße, oft völlig nebst den Gürteln rückgebildet. Rezent bis oberster Jura (? Trias).
2. Ordnung: ***Rhynchocephalia.*** Von den sehr ähnlichen Eidechsen durch feste *Quadrata*, zwei Schläfenlöcher und Bauchrippen verschieden. Zähne akrodont, allermeist Scheitelloch. In der Regel amphicöle Wirbel, zwei Kreuzbeinwirbel und einköpfige Rippen, sowie fünfzehige Füße. Meist wenige dm lange Landbewohner, fossile z. T. größer und schwimmend, auch im Meer. Rezent Neuseeland, ältestes Tertiär Europas, oberste Kreide Nordamerikas, oberster Jura Europas, obere Trias auch Nordamerikas, Perm Europas.
3. Ordnung: ***Crocodilia.*** Eidechsenähnliche bis mehrere m lange Süßwasser- und Meerbewohner. Schädel massiv mit zwei Schläfenöffnungen. Nasenlöcher ganz vorn, meistens vereinigt, *Maxillae* oft sehr gestreckt, Gaumen sehr lang, geschlossen, Choanen median, weit oder sehr weit hinten. Kegelzähne in Alveolen nur auf den Kieferrändern. Wirbel procöl, platt oder amphicöl, Rippen vorn zweiköpfig. Bauchrippen vorhanden, in der Regel auch rauhe Hautknochenplatten. Keine *Claviculae* und *Ossa pubis* nicht am Hüftgelenk. Fünf- bis einzehige Geh- oder Schwimmfüße, hintere meist länger. Rezent bis Jura.
4. Ordnung: ***†Parasuchia.*** Mehrere dm bis einige m lange, krokodilähnliche Süßwasserbewohner. Mit zwei Paar Schläfenöffnungen, ein Paar Präorbitallücken, getrennten Choanen und Nasenlöchern, letztere vorn oder bei langer Ausbildung der *Praemaxillae* weit hinten. Spitze Zähne in Alveolen der Kiefer. Wirbel schwach amphicöl mit zweiköpfigen Rippen, fast stets zwei Sacralwirbel. *Claviculae, Episternum*, drei plattige Beckenteile und fünfzehige Beine wohl entwickelt. Fast stets Hautknochenpanzer vorhanden. Trias Europas und Nordamerikas, wohl auch Indiens und Südafrikas.
5. Ordnung: ***†Dinosauria.*** Formenreiche Landtiere, meist stattlich bis riesengroß. Schädel klein, mit zwei Schläfenöffnungen und mit Präorbitallücken, ohne Scheitelloch. Zähne in Alveolen der Kiefer, meist konisch oder spatelförmig. Hals und Schwanz lang, drei bis zehn Sacralwirbel, Wirbel vielgestaltig. Rippen zweiköpfig. Brustbein oft verknöchert. Brustgürtel nur große *Scapula* und *Coracoideum*, *Ilium* groß, *Ischium* und *Os pubis* gestreckt und meist mit Symphyse. Beinknochen gestreckt, oft hohl, vordere meist kürzer, oft nur drei Zehen. ? Alttertiär oder oberste Kreide bis mittlere Trias.

6. Ordnung: †***Pterosauria.*** Kleine, isolierte, vogelähnliche Gruppe. Schädel mit zwei Schläfenbogen und Präorbitallücke, mit spitzen, in Alveolen steckenden Zähnen, selten zahnlos. Hals- und Rumpfwirbel procöl. Schwanz sehr lang oder kurz. Brustrippen zweiköpfig. Bauchrippen. Flaches, großes Brustbein, keine Schlüsselbeine. ? Fünfter Finger sehr lang, mit Flughaut. Beine schwach. Oberste Trias bis obere Kreide.
7. Ordnung: ***Chelonia.*** Schildkröten, kurz und breit, zahnlos. Schädel massiv, mit unpaarer, vorn gelegener Nasenöffnung und nur je einer oberen Schläfenöffnung. Fast stets mit Rücken- und Bauchpanzer aus regelmäßigen Knochen- und meist auch Hornplatten. Gürtel innerhalb des Panzers, Geh- oder Ruderfüße fünfzehig. Rezent bis obere Trias.
8. Ordnung: †***Sauropterygia.*** Wenige dm bis mehrere m lang, fast stets dem Rudern im Meer mehr oder weniger angepaßte Reptilien. Schädel klein, mit nur oberen Schläfenöffnungen, Scheitelloch und breiten Gaumenknochen. Paarige, kurze Nasengänge nahe vor und unter den Augen. Spitze Zähne nur in Alveolen der Kiefer, Anhangsgruppen auch mit Gaumenzähnen. Wirbel platt oder amphicöl, Hals lang, zwei bis sechs Kreuzbeinwirbel, Schwanz kurz. Rumpfrippen einköpfig. Brust- und Beckengürtel ventral bis zur Mittellinie sehr stark entwickelt. Fünfzehige Geh- bis Ruderfüße, letztere mit Gliedervermehrung. Hautskelett nur Bauchrippen. In Kreide und Jura weit verbreitet, in der Trias Europas, sehr fragliche langschwänzige im Perm Südafrikas und Südbrasiliens.
9. Ordnung: †***Ichthyosauria.*** Marine, 1 bis über 10 m lange Fischsaurier, ganz dem Schwimmleben angepaßt. Nackt, mit lappigen, paarigen Flossen, Rückenflosse und vertikaler, zweilappiger Schwanzflosse. Großer Schädel mit Scheitelloch, nur oberen Schläfenöffnungen und weiten Augenhöhlen. Nasengänge kurz und getrennt, dicht davor mündend. Schnauze lang durch Streckung der *Praemaxillae.* Viele konische Zähne, meist in Rinnen und nur auf den Kiefern. Zahlreiche amphicöle Wirbel bis in den unteren Schwanzlappen und ein- oder zweiköpfige Rippen. Hals reduziert. Bauchrippen vorhanden. Brustgürtel dem der *Rhynchocephalia* ähnlich, Beckengürtel in Reduktion. Gliedmaßen, besonders hintere kurz, ihre Knochen sehr verkürzt, aber Fingerglieder vermehrt und oft auch Fingerzahl. Mittlere Trias bis obere Kreide.
10. Ordnung: †***Theromora.*** Mannigfaltige, kleine bis mehrere m lange, meist plumpe Land- und Süßwasserbewohner mit geschlossenem oder von jederseits einer großen Schläfenöffnung durchbrochenem Schädeldach und meist mit Scheitelloch. Nasenöffnungen und Choanen in der Regel weit vorn. Zähne der Kieferränder häufig in Alveolen und differenziert, sehr oft auch Zähne auf Gaumenknochen. Hals und Schwanz gewöhnlich kurz. Brust- und Beckengürtel mit eng verbundenen, z. T. plattigen Elementen. Kräftige wohl meist fünfzehige und bekrallte Gehfüße, *Humerus* mit starken Vorsprüngen für Muskelansätze. ? Im Oberkarbon Europas und Nordamerikas. In Perm und Trias hier und auch in Südafrika, sowie im Perm Vorderindiens.

Neuere Literatur über Reptilia.

Allgemeines, Systematik und Anatomie.

Abel: Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. Verhandl. zool. botan. Ges., Bd. 61, Wien 1910.

Burckhardt: Das Gebiß der Sauropsiden. Morphol. Arbeiten, Bd. 5, Jena 1895.
Osborn: The reptilian subclasses Diapsida and Synapsida and the early history of the Diaptosauria. Mem. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 1, New York 1903.
Seitz: Vergleichende Studien über den mikroskopischen Knochenbau fossiler und rezenter Reptilien. Nova Acta Leopold., Bd. 87, Halle 1907.
Stromer: Neue Forschungen über fossile lungenatmende Meeresbewohner. Fortschr. naturwiss. Forsch., Bd. 2, Berlin 1910.
Versluys: Das Streptostylie-Problem. Zool. Jahrb. Suppl. Bd. 15, 2, Jena 1912.

Faunen:

Siehe *Vertebrata* S. 13!
Kreide:
Osborn and Lambe: On Vertebrata of the Mid-Cretaceus of the North-West-Territory. Contrib. Canad. Paleont., Vol. 3, Ottawa 1902.
Jura:
Andrews: A descriptive catalogue of the marine Reptiles of the Oxford clay, Part. I, London 1910.
Lortet: Reptiles fossiles du bassin du Rhone. Archives du Museum d'hist. natur., T. 9, Lyon 1895.
Trias:
Huene: Übersicht über die Reptilien der Trias. Paläont. Abhandl., Bd. 10, Jena 1902.
Perm:
Broili: Permische Stegocephalen und Reptilien aus Texas. Paläontogr., Bd. 51, Stuttgart 1904.
Broom: A comparision of the permian Reptiles of North America with those of South Africa. Bull. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 28, New York 1910.
Thevenin: Les plus anciens Quadrupèdes de la France. Ann. de Paléont., T. 5, Paris 1910.

Lacertilia.

Douglas: Some oligocene Lizards. Ann. Carnegie Mus., Vol. 4, Pittsburgh 1908.
Kornhuber: *Opetiosaurus Bucchichi*, eine neue fossile Eidechse aus der unteren Kreide von Lesina in Dalmatien. Abh. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 17, Wien 1901.
Lortet (siehe oben!).
Nopcsa: Zur Kenntnis der fossilen Eidechsen. Beitr. Pal. Geol. Österr. usw., Bd. 21, Wien 1908.

† Mosasauria.

Dollo: Les Mosasauriens de la Belgique. Bull. Soc. belge Geol., Bd. 18, Bruxelles 1904.
Merriam: Über die Pythonomorphen der Kansas-Kreide. Paläontogr., Bd. 41, Stuttgart 1894.
Osborn: A complete Mosasaur skeleton, osseous and cartilaginous. Mem. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 1, New York 1899.
Williston: Mosasaurs. Univ. geol. Survey Kansas, Vol. 41, Part 5, Topeka 1898.

Ophidia.

Andrews, Ch. (siehe S. 13!)
Janensch: Über Archaeophis proavus Mass., eine Schlange aus dem Eocän des Monte Bolca. Beitr. Pal. Geol. Österr. usw., Bd. 19, Wien 1906.
Zigno, A. de: Ofidiani trovati allo stato fossile e descrizione di due Colubri

scoperti nei terreni terziari del Veneto. Atti e Mem. R. Accad. Sci., Lett. e Arti, N. S., Vol. 5, Padua 1889.

Rhynchocephalia.

Brown Barnum: The osteology of Champsosaurus Cope. Mem. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 9, New York 1905.

Dames: Beitrag zur Kenntnis der Gattung Pleurosaurus H. v. M. Sitz. Ber. k. preuß. Akad. Wiss., Berlin 1896.

Lortet (siehe Faunen, S. 127!)

Osborn (siehe Allgemeines, S. 127!)

Thevenin (siehe Faunen, S. 127!)

Woodward, A. Smith: On Rhynchosaurus articeps Owen. Rep. 76th Meeting Brit. Assoc. Advanc. Sci., London 1907.

Crocodilia.

Tertiär:

Andrews (siehe S. 13!)

Sacco, Fr.: I Coccodrili del Monte Bolca. Mem. R. Accad. Sci., Ser. 2, T. 55, Turin 1895.

Thevenin: Le Dyrosaurus des Phosphates de Tunisie. Ann. de Paléont., T. 6, Paris 1911.

Kreide:

Williston: American amphicoelian Crocodiles. Journ. of Geol., Vol. 14, Chicago 1906.

Woodward, A. Smith: On two mesozoic Crocodilians from the red sandstones of the territory of Neuquem. Anal. Mus. la Plata, Paleont. Argent., Bd. 4, Buenos Aires 1896.

Jura:

Auer, E.: Über einige Krokodile der Juraformation. Paläontogr., Bd. 55, Stuttgart 1909.

Fraas, E.: Die Meerkrokodilier (Thalattosuchia) des oberen Jura etc. Paläontogr., Bd. 49, Stuttgart 1902.

Lortet (siehe Faunen, S. 127!)

† Parasuchia.

Fraas, E.: Aëtosaurus crassicauda n. sp. etc. Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Stuttgart 1907.

Huene, Fr.: Beiträge zur Kenntnis und Beurteilung der Parasuchier und Über Erythrosuchus, Vertreter der neuen Reptilordnung Pelycosima. Geol. palaeont. Abh., N. F. Bd. 10, Jena 1911.

Mac Gregor: The Phytosauria with special reference to Mystriosuchus and Rhytitodon. Mem. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 9, New York 1906.

Newton, E. F.: Reptiles from the Elgin sandstone. Description of two new genera. Philos. Trans., Vol. 185B, London 1894.

† Dinosauria.

Allgemeines:

Huene: Über die Dinosaurier der äußereuropäischen Trias. Geolog. paläont. Abh., N. F. Bd. 12, Jena 1906.

—: Die Dinosaurier der europäischen Triasformation mit Berücksichtigung außereuropäischer Vorkommnisse. Ebenda, Suppl. Bd. 1, Jena 1907/8.

Lull: Fossil footprints of the Jura-Trias of North America. Mem. Boston Soc. natur. Hist., Vol. 5, Boston 1904.
—: Dinosaurian distribution. Amer. Journ. Sci., Vol. 29, New Haven 1910.
Marsh: The Dinosaurs of North America. Ann. Rep. U. St. geol. Survey, Vol. 16, Washington 1896.
Osborn and Lambe 1902 (siehe Faunen, Seite 127!)
Versluys: Streptostylie bei Dinosauriern nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. Zool. Jahrb. Abteil. Anat., Bd. 30, Jena 1910.

† Theropoda.

Huene (siehe Faunen, Seite 127!)
Nopcsa: Neues über Compsognathus. N. Jahrb. f. Miner. etc., Beil. Bd. 16, Stuttgart 1903.
Osborn: Ornitholestes — Skull of Creosaurus — Tyrannosaurus. Bull. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 22, New York 1906.

† Sauropoda.

Abel: Die Rekonstruktion des Diplodocus. Abh. k. k. zool. bot. Ges. Wien, Bd. 5, Jena 1910.
Fraas, E.: Ostafrikanische Dinosaurier. Paläontogr., Bd. 55, Stuttgart 1908.
Holland: Osteology of Diplodocus. Mem. Carnegie Mus., Vol. 2, Pittsburgh 1906.
Osborn: Additional characters of the great herbivorous Dinosaur Camarosaurus. Bull. Amer. Mus. natur. Hist., Vol. 10, New York 1898.
Tornier: Über und gegen neue Diplodocus-Arbeiten. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 62, Monatsber., Berlin 1910.
Versluys: Waren die sauropoden Dinosaurier Pflanzenfresser? Zool. Jahrb. Abteil. Syst., Bd. 29, Jena 1910.
Woodward, A. Smith: On parts of the skeleton of Cetiosaurus Leedsi etc. Proc. zool. Soc., 1905 I, London 1905.

† Ornithopoda.

Beecher: The reconstruction of a cretaceous Dinosaur, Claosaurus annectens Marsh. Trans. Connect. Acad., Vol. 11, New Haven 1902.
Gilmore: Osteology of the jurassic Reptile Camptosaurus etc. Proc. U. St. nation. Mus., Vol. 36, Washington 1909.
Nopsca: Dinosaurierreste aus Siebenbürgen. Denkschr. Akad. Wiss. math. naturw. Cl., Bd. 68, 72 und 74, Wien 1899, 1902 u. 1904.

† Stegosauria.

Lull: Stegosaurus ungulatus Marsh etc. Amer. Journ. Sci., Vol. 30, New Haven 1910.

† Ceratopsia.

Hatcher and Lull: The Ceratopsia. Monogr. U. St. geol. Survey, Vol. 49, Washington 1907.
Hay: On the skull and the brain of Triceratops, with notes on the brain-cases of Iguanodon and Megalosaurus. Proc. U. St. nation. Mus., Vol. 36, Washington 1909.

† Pterosauria.

Eaton: Osteology of Pteranodon. Mem. Connecticut Acad. Arts a. Sci., Vol. 2, New Haven, Conn. 1910.

Plieninger, F.: Beiträge zur Kenntnis der Flugsaurier. Paläontogr., Bd. 48, Stuttgart 1901.
—: Die Pterosaurier der Juraformation Schwabens. Ebenda, Bd. 53, 1907.
Seeley: Dragons of the air, an account of extinct Reptiles. London 1901.
Williston: On the osteology of Nyctosaurus (Nyctodactylus) with notes on american Pterosaurs. Field Columbian Mus., Publ. Nr. 78, Chicago 1903.

Chelonia.

Allgemeines und Faunen:

Hay: The fossil Turtles of North America. Carnegie Instit. Publ. Nr. 75, Washington 1908.

Tertiärfaunen:

Dacqué: Die fossilen Schildkröten Ägyptens. Geol. u. pal. Abhandl., N. F., Bd. 10, Jena 1912.
Dames: Die Chelonier der norddeutschen Tertiärformation. Geol. paläont. Abh., Bd. 6, Jena 1894.
Reinach: Schildkrötenreste im Mainzer Tertiärbecken etc. und aus dem ägyptischen Tertiär. Abh. Senckenberg naturf. Ges., Bd. 28 und 29, Frankfurt a. M. 1900 u. 1903.

Einzelne Formen:

Dollo: Eochelone brabantica, turtue marine nouvelle du Bruxellien (Éocène moyen) de la Belgique. Bull. Acad. R. de Belgique, Bruxelles 1903.
Fraas, E.: Proganochelys Quenstedti Baur (Psammochelys keuperiana Qu.). Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Stuttgart 1899.
—: Thalassemys marina E. Fraas aus dem oberen weißen Jura von Schnaitheim etc. Ebenda 1903.
Heritsch: Jungtertiäre Trionyxreste aus Mittelsteiermark. Jahrb. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 59, Wien 1909.
Stefano: Ptychogaster miocenici della Francia etc. Paläont. ital., Vol. 9, Pisa 1903.
Wieland: Revision of the Protostegidae. Amer. Journ. Sci., Vol. 27, New Haven 1909.

† Sauropterygia.

Kreide:

Deeke: Über Saurierreste aus den Quiriquina-Schichten. Neues Jahrb. f. Mineral. etc., Beil. Bd. 10, Stuttgart 1895.
Williston: Northamerican Plesiosaurs. Amer. Journ. Sci., Ser. 4, Vol. 21, New Haven 1906 und Journ. of Geol., Vol. 16, Chicago 1908.

Jura:

Andrews: A descriptive catalogue of the marine Reptiles of the Oxford clay, Part 1 etc., London 1910.
Dames: Die Plesiosaurier der süddeutschen Liasformation. Abh. Akad. Wiss., Berlin 1895.
Fraas, E.: Plesiosaurier aus dem oberen Lias von Holzmaden. Paläontogr., Bd. 57, Stuttgart 1910.

Trias:

Boulenger: On a Nothosaurian Reptile from the Trias of Lombardy, apparently referable to Lariosaurus. Trans. zool. Soc., Vol. 14, London 1896.
Huene (siehe Faunen, S. 127!)

Jaekel: Über den Schädelbau der Nothosauriden. Sitz. Ber. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1905.
—: Placochelys placodonta aus der Obertrias des Bakony. Result. wiss. Erforsch. Balatonsee, Budapest 1907.
Koken: Beiträge zur Kenntnis der Gattung Nothosaurus. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 45, Berlin 1893.
Schrammen: Beitrag zur Kenntnis der Nothosauriden des untern Muschelkalks von Oberschlesien. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 51, Berlin 1899.

Perm:

Broom: Observations on the structure of Mesosaurus. Trans. S. Afr. philos. Soc., Vol. 15, Kapstadt 1904.
Mac Gregor: On Mesosaurus brasiliensis n. sp. from the Permian of Brasil. Commissão de estudos das mines de Cervão de Pedra do Brazil. Rio de Janeiro 1908.
Osborn (siehe Allgemeines, S. 127!)
Seeley: The Mesosauria of South-Africa. Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 48, London 1892.

†Ichthyosauria.

Andrews, Ch.: A descriptive catalogue of the marine Reptiles of the Oxford clay, Part 1, London 1910.
Bauer, Fr.: Die Ichthyosaurier des oberen weißen Jura. Paläontogr., Bd. 44, Stuttgart 1898.
Broili, F.: Ein neuer Ichthyosaurus aus der norddeutschen Kreide. Ebenda, Bd. 54, 1907.
Fraas, E.: Die Ichthyosaurier der süddeutschen Trias- und Jura-Ablagerungen. Tübingen 1891.
Gilmore: Osteology of Baptanodon. Mem. Carnegie Mus., Vol. 2, Pittsburgh 1905, 1906.
Merriam, J. G.: Triassic Ichthyosauria with special reference to the american forms. Mem. California Univ., Vol. 1, Berkeley 1908.
Wiman: Ichthyosaurier aus der Trias Spitzbergens. Bull. geol. Instit., Vol. 10, Upsala 1910.
—: Über Mixosaurus cornalianus Bass. sp. Ebenda, Vol. 11, 1912.

† Cotylosauria.

Broili (siehe Faunen, S. 127!)
Broom: On an almost perfect skeleton of Pareiosaurus serridens Owen. Ann. South-Afr. Mus., Vol. 4, Albany 1903.
Case: A revision of the Cotylosauria of North America. Carnegie Instit. Publ. Nr. 145, Washington 1911.
Huene: Die Cotylosaurier der Trias. Paläontogr., Bd. 59, Stuttgart 1912.
Seeley: Further observations on Pareiosaurus. Philos. Trans. R. Soc., Vol. 183, London 1892.
Williston: American permian Vertebrates. Chicago 1911.

† Pelycosauria.

Broili (siehe Faunen, S. 127!)
Case: Revision of the Pelycosauria of North America. Carnegie Instit. Nr. 55, Washington 1907.
Thevenin (siehe Faunen, S. 127!)
Williston (siehe unter Cotylosauria!)

† Therocephalia.

Broom: On some new primitive Theriodonts in the South-African Museum. Ann. South-Afr. Mus., Vol. 4, London 1903.

† Theriodontia.

Broom: On the structure of the skull in Cynodont Reptiles. Proc. zool. Soc. 1911 II, London 1911.

Seeley: Researches on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. Part 9, Sect. 2—5. Philos. Trans. R. Soc., Vol. 185 und 186, London 1895.

† Anomodontia.

Broom: On the structure and affinities of Udenodon. Proc. zool. Soc. 1901 II, London 1901.

—: On the structure and affinities of the Endothiodont Reptiles. Trans. South-Afr. philos. Soc., Vol. 15, Kapstadt 1904.

Newton, E. T.: On some new Reptiles of the Elgin sandstone. Philos. Trans. R. Soc., Vol. 184B, London 1893.

5. Klasse: Aves, Vögel.

Die Vögel sind, abgesehen von der oberjurassischen †*Archaeopteryx* (Fig. 130, S. 143), eine sehr einheitliche und scharf umschriebene Klasse der höheren Wirbeltiere. Ihr ganzer Bau ist zwar im Grunde derselbe wie bei den Reptilien, aber vor allem durch die Flugfähigkeit beeinflußt, die wohl sekundär mehrfach wieder verloren ging. Sie bieten deshalb vorzügliche Beispiele für die Veränderungen eines Typus durch Anpassung an eine bestimmte Lebensweise.

Alle sind ausgezeichnet durch ihr Federkleid, das ihnen die hohe, gleichmäßig warme Körpertemperatur bewahren hilft, und dessen mit einem festen Schaft und dichter Fahne versehene Konturfedern der großen Mehrzahl das Fliegen ermöglichen (Fig. 130, S. 143). Nur an den Füßen befinden sich Hornschuppen oder Körner und, abgesehen von den fraglichen Bauchrippen der †*Archaeopteryx* (Fig. 130), nur oft um die Augen Hautknochenschilder (*Sclerotica*).

In der völligen Trennung der Herzkammern, sowie in der starken Entwicklung des Groß- und Kleinhirnes und damit in ihren geistigen Fähigkeiten stehen sie über den Reptilien. Ihr Skelett zeigt jenen gegenüber speziell im Schädel und in den Gliedmaßen Vereinfachungen. Es ist stark verknöchert, die Knochen sind dünn, aber sehr fest und bei guten Fliegern größtenteils von Lufträumen durchzogen (pneumatisch) wie bei den †*Pterosauria* (S. 90 ff.).

Der Schädel, dessen meiste Nähte wie bei diesen, außer bei den Laufvögeln (*Ratitae*), sehr frühzeitig verwachsen, besitzt den für die

Reptilien charakteristischen unpaaren *Condylus occipitalis* und bildet wie bei vielen ebenfalls aufrecht laufenden Reptilien einen Winkel mit der Wirbelsäule.

Die Hirnkapsel ist stark gewölbt, die Augenhöhlen, die durch ein verschieden stark verknöchertes Medianseptum getrennt werden, sind fast stets sehr groß und außer bei den Papageien von der einfachen Schläfenöffnung nicht abgegrenzt. Das *Os transversum, Adlacrymale* und wohl auch *Postfrontale, Postorbitale* und *Epipterygoideum* der Reptilien fehlen, der *Vomer* ist außer bei *Ratitae* meist sehr klein und der Gaumen, dessen Ausbildung systematisch wertvoll ist, nie geschlossen. Stets ist nur ein schlanker, unterer Jochbogen ausgebildet und das oben ein- oder zweiköpfige *Quadratum* wie bei vielen Reptilien gelenkig am Schädel befestigt. Vorn ist er in einen Schnabel verlängert, der je nach der Art des Nahrungserwerbes sehr verschieden gestaltet ist (Raubvögel, Fisch-, Insekten- oder Körnerfresser, grundelnde Wasservögel usw.). Nahe vor seiner Basis, die sehr oft gegen den Schädel beweglich ist, befinden sich außer bei der neuseeländischen *Apteryx* die äußeren Öffnungen der kurzen Nasengänge und dahinter wie bei vielen Reptilien eine Lücke (Antorbitalöffnung, Fig. 120).

Wie die stets stattliche und oft sehr lange *Praemaxilla* unpaar ist, so sind auch die Unterkieferäste, die aus je sechs eng verbundenen Knochen bestehen, außer bei wenigen alten fossilen Genera in einer langen, festen Symphyse

a äußere Nasenöffnung, *b* Medianseptum zwischen den zwei Augenhöhlen, *c Jugale, d Metacarpalia, e* Fingerglieder, *f Ulna, g Humerus, h Scapula, i Ilium, k* Schwanzplatte (Pygostyl), *l Ischium, m Os pubis, n Processus uncinati, o Sternocostalia, p Tibiotarsus, q Tarsometatarsus, r Carina sterni, s Furcula, t Coracoideum.*

Fig. 120. †*Ichthyornis victor Marsh* (1880). (O. *Carinatae,* U. O. †*Ichthyornithes*). Obere marine Kreide, Kansas. Skelettrekonstruktion, 1/2. Ergänzte Skeletteile weiß.

vereinigt. Nur bei mesozoischen Vögeln sind konische, einwurzelige Zähne im *Dentale*, der *Maxilla* und bei † *Archaeopteryx* auch in der *Praemaxilla* nachgewiesen, sonst umkleiden fossil nicht erhaltungsfähige Hornscheiden den Ober- und Unterschnabel.

Sehr charakteristisch ist die Ausbildung der Wirbelsäule. Mit ganz wenigen Ausnahmen haben nämlich die Körper sattelförmige Endflächen (heterocöle Wirbel, Fig. 121), der Hals ist lang und beweglich, dagegen ist außer bei † *Archaeopteryx* die Rumpfwirbelsäule kurz und möglichst fest und der Schwanz stark rückgebildet.

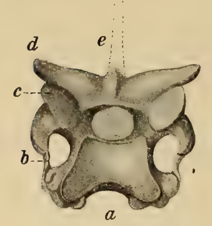


Fig. 121. † *Hesperornis regalis Marsh* (1880). (O. *Carinatae*, U. O. † *Odontolcae*).
Obere marine Kreide, Kansas. Achter Halswirbel von vorn, $^2/_3$. *a* Sattelförmige Körperendfläche, *b* Halsrippenrudiment, *c* vordere, *d* hintere Gelenkfortsätze des Neuralbogens, *e* dessen Dornfortsatz ergänzt.

Hinter dem ringförmigen Atlas folgen 8 bis 22, meist 14 bis 15 Halswirbel, deren Zahl und Streckung bei langbeinigen Vögeln am größten ist, und deren zweiköpfige, kurze Rippen außer an den letzten Halswirbeln fest angewachsen sind (Fig. 121). Die Zahl der Brustwirbel, von welchen gewöhnlich einige verschmelzen, ist stets geringer, gewöhnlich 5 bis 8. Von ihren zweiköpfigen Rippen reichen die vorderen mit knöchernen Sternalstücken (*Sternocostalia*) bis zum Brustbein und sind außer bei † *Archaeopteryx* und den *Palamedeidae* (U. O. *Lamellirostres*) wie bei einigen Reptilien durch hintere Fortsätze (*Processus uncinati*, Fig. 120, S. 133) in der Körperlängsrichtung verbunden, so daß der Brustkorb sehr fest ist.

Die Lenden- und vorderen Schwanzwirbel, häufig sogar auch die hintersten Brustwirbel sind in das außerordentlich lange *Sacrum* hereinbezogen, zu dem 11 bis 20 Wirbel verschmolzen sein können, dahinter folgen 6 bis 8 freie und einige allermeist zu einer Platte (*Pygostyl*, Fig. 120) verschmolzene, kurze Schwanzwirbel, nur † *Archaeopteryx* hat etwa 20 gestreckte, freie Schwanzwirbel (Fig. 130, S. 143).

Das gewölbte *Sternum* ist gewöhnlich breit und oft sehr lang, sein Hinterende hat infolge des häufigen Vorhandenseins unverknöcherter Lücken eine sehr wechselnde Form, die Gestaltung der Coracoidgelenke und eines dazwischen auftretenden, vorderen Fortsatzes ist aber systematisch im kleinen wichtig und noch viel mehr der ventrale Mediankiel (*Crista sterni*, Fig. 120). Seine Ausbildung steht mit der starken Entwicklung der Brustmuskeln und damit im allgemeinen mit der des Flugvermögens in Zusammenhang, fehlt deshalb bei Vögeln mit Flügelreduktion (Fig. 129, S. 142).

Besonders bemerkenswert ist die Ausbildung der Gliedmaßen, deren

Gürtel möglichst fest mit dem Rumpfskelett verbunden sind, was mit der Ausbildung der vorderen zu Flügeln und der hinteren zu alleinigen Trägern des schräg aufgerichteten Körpers zusammenhängt.

Das säbelförmige Schulterblatt steht außer bei den *Ratitae* ziemlich senkrecht zu dem sehr stämmigen und systematisch nicht unwichtigen *Coracoideum* und bildet mit ihm die Gelenkpfanne für den Oberarm. Die *Claviculae* sind nur bei den meisten *Ratitae* und wenigen Fliegern mehr oder weniger rückgebildet, sonst unten median zur sogenannten *Furcula* (Fig. 120 und Fig. 122, S. 136) verwachsen und hier durch Bänder oder fest mit dem Brustbeinkiel verbunden.

Die freien Vordergliedmaßen sind zwar manchmal stark rückgebildet, in der Regel aber ist der Unterarm, in dem die *Ulna* stärker als der *Radius* ist, länger als der Oberarm, und die dreifingerige Hand ist zwar vereinfacht, aber gestreckt. Es sind bei erwachsenen Vögeln nur zwei *Carpalia* und nur ein- bis dreigliederige Finger vorhanden, von welchen der erste stets viel kürzer ist als der zweite und dritte, deren 3 *Metacarpalia* außer bei † *Archaeopteryx* miteinander und mit der Anlage der unteren *Carpalia* verwachsen sind. Fast nur bei ihr und den meisten Laufvögeln enden sie alle oder z. T. in Krallen (Fig. 130, S. 143 gegenüber Fig. 120, S. 133).

Am langen Becken ist nur bei wenigen *Ratitae* eine ventrale Symphyse vorhanden, das *Ilium* ist vorn und hinten stark verlängert und allermeist fest mit der Wirbelsäule verschmolzen, das *Ischium*, wie das schlanke *Os pubis* ihm parallel nach hinten gerichtet und ersteres meistens hinten mit ihm verbunden (Fig. 120 und Fig. 125, S. 138). Außer bei † *Archaeopteryx* sind alle drei in der Gelenkpfanne für den kurzen Oberschenkel fest verschmolzen.

An ihn schließt sich der Unterschenkel (*Tibiotarsus*) an, in dem allermeist die sehr schwache *Fibula* und stets die oberen *Tarsalia* mit dem Unterende der *Tibia* verschmolzen sind. Wie bei den Eidechsen ist also ein Intertarsalgelenk ausgebildet, aber auch die unteren *Tarsalia* sind hier mit dem zweiten bis vierten *Metatarsale* immer zu dem einheitlichen, systematisch sehr wichtigen Laufknochen (*Tarsometatarsus*, Fig. 122, 123 und 124, S. 138) verwachsen. Er liegt bei wenigen Wasservögeln dem Boden auf, bei den allermeisten Vögeln aber nur die bekrallten Zehen, von welchen die erste oft hinten am Lauf noch vorhanden, oft ganz reduziert ist, die fünfte stets fehlt und außer bei dem zweizehigen Strauß die zweite, dritte und vierte an den drei getrennten Gelenkrollen des Laufes gelenkt und 3, 4 und 5 Glieder besitzt. Je nach der Lebensweise ist nicht nur der Laufknochen sehr verschieden lang (Fig. 125, S. 138 gegenüber Fig. 127, S. 140), sondern auch die Zehen-

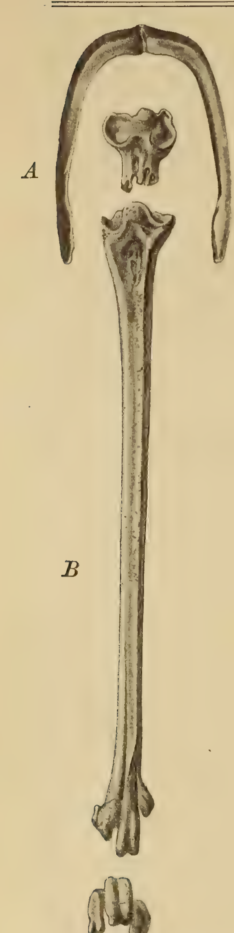


Fig. 122. †*Palaelodus ambiguus A. Milne Edwards* (1867). (O. *Carinatae*, U. O. *Lamellirostres, Phoenicopteridae*).
Untermiocän, Süßwasserablagerung von St. Gerand le Puy, Dép. Allier. *A Furcula* (*Claviculae*) von hinten. *B Tarsometatarsus* von oben, vorn und unten, $^2/_3$. Laufknochen eines Watvogels unten mit 3 Gelenkflächen für d. langen Zehen, oben intertarsale Gelenkfläche.

stellung und Ausbildung eine andere, z. B. sind die Zehen bei Sumpfvögeln sehr lang, bei Wasservögeln mit Schwimmhäuten versehen, bei Kletterern oft opponierbar.

Sämtliche Vögel legen Eier mit fester Kalkschale, aus welchen sich Junge entwickeln, die bei höher stehenden Formen noch einer längeren Pflege im Nest bedürfen (Nesthocker gegen Nestflüchter).

Sie leben vielfach gesellig und bevölkern jetzt alle Festländer und Inseln meistens als gute Flieger. Viele führen wegen der Nahrungssuche periodische und oft sehr weite Wanderungen aus (Strich- und Zugvögel gegen Standvögel). Zahlreiche sind gute Schwimmer im Süßwasser, besonders antarktische und arktische auch im Meer. Auf den Südkontinenten gibt es noch einige stattliche Läufer; die flugunfähigen Vögel auf mehreren Inseln der Südhemisphäre aber wurden in historischer Zeit fast ganz ausgerottet.





Fig. 123. ?*Psittacus*, †*Verreauxi A. Milne Edwards* (1867). (O. *Carinatae*, U. O. *Psittaci*).
Untermiocän, Süßwasserablagerung von St. Gerand le Puy, Dép. Allier. *Tarsometatarsus* von oben, vorn und unten, $^2/_1$. Laufknochen eines Klettervogels mit opponierten Zehen.

Trotz ihrer verschiedenartigen, meist starken Verbreitungsfähigkeit erweisen sich die rezenten Vögel als tiergeographisch gut brauchbar und haben zur Aufstellung ähnlicher Reiche geführt wie die Säugetiere (siehe Seite 222 ff.!). Ihr System ist aber bei der außerordentlichen Formenmenge mit dem im Grunde so einheitlichen Bau äußerst schwierig, besonders auch deshalb, weil offenbar infolge gleichartiger Lebensweise durch Konvergenz und Parallelentwicklung sehr viele Isomorphien vorkommen, z. B. haben die verschiedenen schwimmenden und vor allem die nur laufenden Vögeln vieles miteinander gemein, ohne deshalb näher verwandt sein zu müssen.

Trotzdem stellt man aus praktischen Gründen den Flugvögeln (*Carinatae*) die Laufvögel (*Ratitae*) gegenüber, nachdem †*Archaeopteryx* als Vertreter einer besonderen Unterklasse †*Saururae* von den typischen

Vögeln *Ornithurae* abgetrennt ist. Das Federkleid, der Hornschnabel und die Hornschuppen der Füße, auch die Eier erweisen sich zwar als systematisch wichtig, aber die größeren Vogelgruppen werden doch vor allem auf die wechselnde Knochenverbindung und Gestaltung des Gaumens und Fußskeletts, sowie des Schultergürtels gegründet; auch die Form des Schnabels, sowie der Nasenlöcher ist bedeutungsvoll und in der Detailsystematik besonders die Form des *Humerus* und *Tarsometatarsus*, alles Merkmale, die der Paläontologe an gutem Material beobachten kann.

1. Unterklasse: Ornithurae.

Die typischen Vögel haben allermeist mit Horn bekleidete Schnäbel, heterocöle Wirbel, fest angewachsene Halsrippen und zweiköpfige, breite, mit *Processus uncinati* versehene Brustrippen. Ihr *Sacrum* und Becken ist sehr lang, der Schwanz aber kurz und mit fächerartig angeordneten Federn versehen. An den Flügeln sind immer die *Metacarpalia* verwachsen und die Krallen fast stets rudimentär, dafür die Handschwungfedern zahlreich. Im wesentlichen nach der Flügelausbildung unterscheidet man unter den Vögeln, die bis in die obere Kreide zurückgehen, *Carinatae* und *Ratitae*.

1. Ordnung: Carinatae.

Abgesehen von den süd- und mittelamerikanischen, fossil kaum bekannten *Tinami*, die außer in ihren mäßig gutentwickelten Flügeln im Skelettbau sehr den *Ratitae* gleichen, haben die *Carinatae* alle gelenkig verbundene *Palatina* und *Pterygoidea*, sowie zweiköpfige *Quadrata*. Gewöhnlich sind einige Brustwirbel und fast stets die letzten Schwanzwirbel verschmolzen, ebenso das *Ischium* hinten mit dem *Ilium*. Die Flügel sind nur bei wenigen, ganz verschiedenen Genera nicht wohlentwickelt, deshalb sind fast stets Konturfedern, ein Brustbeinkiel und meist auch eine *Furcula* vorhanden, und *Coracoideum* und *Scapula* stehen immer ziemlich rechtwinkelig zu einander (Fig. 120, S. 133).

Die meistens fliegenden, selten nur schwimmenden oder laufenden Vögel, deren älteste Vertreter in der oberen Kreide Europas und Nordamerikas gefunden sind, lassen sich nach ihrer sehr wechselnden Fuß- und Schnabelausbildung, auch nach dem Verhalten der äußeren Nasenlöcher und des Gaumens in zahlreiche Unterordnungen teilen, von welchen sich meistens nur dürftige Reste, die gewöhnlich wenig Unterschiede von rezenten Formen anzeigen, im Diluvium und Jungtertiär und in Westeuropa größtenteils auch im Alttertiär finden.

Von fossilen Tauben, *Columbae*, Möven und Alken, *Lari*, auch von den Sturmvögeln, *Tubinares*, ist wenig bekannt. Die Tag- und Nacht-

raubvögel, *Accipitres* und *Striges*, sind ebenfalls fossil nicht sehr gut vertreten, wenn schon u. a. aus dem Alttertiär Europas und Nordamerikas ein Uhu, *Bubo*, und aus dem untersten Tertiär Englands die kleine, in ihrer Stellung unsichere †*Lithornis* bekannt ist.

Von den Papageien, *Psittaci*, ist sogar nur ein *Psittacus* (Fig. 123, S. 136) im französischen Untermiocän nachgewiesen, wo auch ein *Trogon*, also gleichfalls eine kletternde, jetzt südliche Form vorkommt. Er, ebenso wie † *Cryptornis* aus dem Pariser Obereocän, läßt sich zu den Spechten im weitesten Sinne, *Picariae*, rechnen, und †*Archaeotrogon* (Fig. 124) im Obereocän Südfrankreichs scheint sich ihm anzureihen.



Fig. 124. †*Archaeotrogon cayluxensis* Gaillard (1908). (O. *Carinatae*, U. O. *Picariae*). Unteroligocän, Phosphorite des Quercy, Départ. Tarn-et-Garonne. Linker *Tarsometatarsus* von oben, vorn und unten, $^2/_1$. Lauf eines Klettervogels mit opponierten Zehen.

Auch die jetzt so außerordentlich umfangreiche Unterordnung der Sperlinge, *Passeres*, läßt sich nur in wenigen Resten bis in das Obereocän zurückverfolgen, wohl weil es außer den Raben fast nur sehr kleine Tiere sind. Viel besser sind die Hühner, *Gallinaceae*, vertreten, so durch ausgestorbene Genera wie die rebhuhnartige †*Palaeortyx* im Untermiocän und Obereocän Frankreichs und durch †*Gallinuloides* im Mitteleocän Nordamerikas.

Mehr Interesse bieten die *Grallae*, allermeist Sumpfvögel mit langen Watbeinen, Hals und Schnabel, zu welchen die Rallen, Schnepfen und Kraniche gehören, die im Jung- und Alttertiär Europas, dürftiger auch in dem Nordamerikas und dort vielleicht schon in der oberen Kreide vertreten sind. Ihnen

a Quadratum, *b* Hand, *c Scapula*, *d* verschmolzenes *Ilium*, *Ischium* und *Os pubis*, *e Tarsometatarsus*, *f Sternum* ohne Kiel, *g Coracoideum*, *h Clavicula*, Unterende verkümmert.

Fig. 125. †*Phororhacos inflatus* Amegh. (O. *Carinatae*, U. O. †*Stereornithes*, †*Phororhacidae*). Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Andrews 1899). Skelettrekonstruktion, ungefähr $^1/_{12}$. Die ergänzten Teile weiß.

sind in der Südhemisphäre, speziell auf Inseln, Formen mit rückgebildeten Flügeln wie die im Quartär ausgestorbene † *Aptornis* des südlichen Neuseelands zuzurechnen. An aberrante, südamerikanische Rallen schließt sich wohl auch †*Phororhacos* (Fig. 125), ein flugunfähiger, großer Vogel mit riesigem Schnabel an, der mit anderen, wenig bekannten Verwandten zusammen die Gruppe †*Stereornithes* im Miocän Patagoniens bildet, zu welchen ursprünglich auch ungenügend bekannte Verwandte anderer Vogelgruppen gerechnet wurden.

Die *Lamellirostres*, Wasservögel mit meistens breitem Schnabel, kurzen Schwimmfüßen und mäßig langen Flügeln, sind fossil nicht selten, so die Enten, *Anas*, und Verwandte im Jungtertiär Europas. Die Flamingos, *Phoenicopteridae*, die in vielem den Störchen nahe stehen, haben ebenfalls im Mittel- und Alttertiär Westeuropas mehrere Vertreter, z. B. † *Palaelodus* (Fig. 122, S. 136); ja *Phoenicopterus* selbst findet sich im Untermiocän Mittelfrankreichs. Fraglich ist, ob auch † *Gastornis* aus dem ältesten Tertiär Westeuropas zu dieser Unterordnung gehört, denn dieser recht große Vogel hat nur schwach entwickelte Flügel, lange Beine und nicht verschmolzene Schädelknochen.

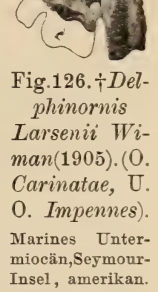


Fig. 126. †*Delphinornis Larsenii Wiman* (1905). (O. *Carinatae*, U. O. *Impennes*). Marines Untermiocän, Seymour-Insel, amerikan. Antarktis. Linker *Tarsometatarsus* von vorn (oben), 3/4.

Die *Ciconiae*, Watvögel mit verlängertem Hals und Schnabel, sowie langen Beinen, an welchen im Gegensatz zu den *Grallae* die erste Zehe wohl entwickelt ist, sind ebenfalls im ganzen Tertiär Europas gefunden, speziell *Ibis* und *Ardea* nebst ausgestorbenen Verwandten.

Das Gleiche gilt von den *Steganopodes*, großen mit Ruderfüßen versehenen Schwimmvögeln. Erwähnenswert sind von ihnen die Pelikane, die z. B. im Ries in bayerisch Schwaben während des Obermiocäns in Massen nisteten, und einige ausgestorbene Genera im untersten Tertiär Südenglands, wovon die ungenügend bekannte † *Odontopteryx* durch zahnartige Knochenfortsätze der Kiefer ausgezeichnet und besonders durch die Beschaffenheit ihres Gaumens unterschieden ist.

Die Pinguine, *Impennes*, endlich, die sich vor allem durch ihre zu Rudern umgebildeten Flügel und die dem Boden aufliegenden und ungenügend verschmolzenen *Metatarsi* ihrer kurzen Schwimmfüße auszeichnen (Fig. 126), dazu einköpfige *Quadrata* haben, sind im Miocän des Südens der Südhemisphäre und in Patagonien auch schon im Oligocän, also in ihrem jetzigen Verbreitungsgebiet, in vereinzelten Knochen fossil vertreten.

Einige marine Schwimmvögel aus der oberen Kreide von Kansas



Fig. 127. †*Hesperornis regalis Marsh* (1880). (O. *Carinatae,* U. O. †*Odontolcae*). Obere marine Kreide, Kansas. Rekonstruktion, $^{1}/_{8}$. *a Clavicula, b Scapula,* soll mehr rechtwinkelig zum *Coracoideum c* stehen, *d* rudimentärer *Humerus, e Sternum* ohne Kiel, *f Ilium, Ischium* und *Os pubis* hinten nicht verschmolzen, *g* Schwanz ohne Endplatte (Pygostyl).

sind zwar z. T. in ihrem Skelett ziemlich vollständig bekannt, aber infolge starker Abweichungen von typischen *Carinatae* als Vertreter ausgestorbener Unterordnungen anzusehen.

Sie haben einköpfige *Quadrata* und hinten unverschmolzene *Ischia* und *Ossa pubis* wie *Ratitae* und *Tinami*, aber nicht verschmolzene Unterkieferäste und in ihnen wie in den *Maxillae* einfache Kegelzähne. Der taubengroße †*Ichthyornis* (Fig. 120, S. 133), der bestbekannte Vertreter der †*Ichthyornithes*, hat normal entwickelte Flügel und erinnert in manchem an *Grallae*. Er erweist sich aber als besonders primitiv, indem er schwach amphicöle Wirbel und in Alveolen eingefügte Zähne hat.

Die †*Odontolcae* mit der Familie †*Hesperornidae* (Fig. 121, S. 134 und 127) gleichen im Gaumen und in den Schwimmfüßen zwar auch *Carinatae* und reihen sich in manchem an die fossil sehr wenig bekannten Taucher, *Podicipidae* und *Colymbidae*, an, aber außer durch ihre in Rinnen stehenden Zähne, die wie bei Krokodilen ersetzt werden (Fig. 128), sind sie anscheinend durch den Mangel von Konturfedern, sowie die Rückbildung der Flügel und damit des Brustbeinkieles ausgezeichnet, auch haben sie kein *Pygostyl* am Schwanzende. Gleichen sie also in vielem auch *Ratitae*, so haben sie doch im Gegensatz zu ihnen eine unverschmolzene *Scapula*, die ziemlich rechtwinklig zum *Coracoideum* stehen soll.

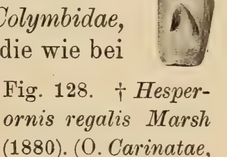


Fig. 128. †*Hesperornis regalis Marsh* (1880). (O. *Carinatae*, U. O. †*Odontolcae*). Obere marine Kreide, Kansas. Oberkieferzahn, mit jungem Zahn in seiner Basis, seitlich, $^{2}/_{1}$.

2. Ordnung: Ratitae.

Die wenige dm bis 3 m großen Laufvögel haben stets Hornschnäbel, die nur ausnahmsweise lang sind, keine Gelenke zwischen *Palatina* und *Pterygoidea*, fast immer oben einköpfige *Quadrata*, ausnahmslos heterocöle, in der Brust nicht verwachsene Wirbel und kein *Pygostyl* am Schwanz. Ihre *Ilia*, *Ischia* und *Ossa pubis* sind hinten nicht verwachsen; die Hintergliedmaßen endlich sind fast stets dreizehige Laufbeine, an denen sich nur manchmal eine rudimentäre erste Zehe findet.

Entsprechend der Flugunfähigkeit dieser Landbewohner fehlen nicht nur Konturfedern, sondern auch ein Kiel am Brustbein; *Scapula* und *Coracoideum* sind in einem stumpfen Winkel miteinander verwachsen, die *Claviculae* rückgebildet, die Flügel sehr schwach, unten nackt und besonders Hand und Unterarm manchmal stark rückgebildet (Fig. 129).

Vor allem nach der Ausbildung des Gaumens und Beckens zerfallen sie in sechs sehr kleine Unterordnungen. Davon sind die *Casuarii* der australischen und die ebenfalls dreizehigen *Rheae* der südamerikanischen Region, sowie die seltsame, kleine *Apteryx* Neuseelands, deren Nasen-

löcher sich am Ende des langen Schnabels befinden, nur in quartären Resten in ihrem jetzigen Wohngebiet sicher nachgewiesen worden, die im Gegensatz zu allen andern zweizehigen, afrikanischen Strauße, *Struthiones*, aber auch im Pliocän Asiens und wohl Südrußlands.

Daß die *Ratitae* bis in die neueste Zeit in der Südhemisphäre viel stärker entwickelt waren als gegenwärtig, beweisen nicht nur die quartären †*Aepyornithes* Madagaskars, Laufvögel mit nur ganz schwachen Flügelresten, deren Eier bis zu 8 l Inhalt haben, sondern auch die meist ebenfalls sehr stattlichen †*Dinornithes* Neuseelands (Fig. 129). Diese Moas, die erst im 18. Jahrhundert völlig ausgerottet wurden, waren im Gegensatz zu den andern Gruppen auffällig formenreich; ihre Beine sind in der Regel sehr plump und ihre Flügel und Brustgürtel sehr stark bis völlig rückgebildet. Reste endlich aus dem Alttertiär Englands, Ägyptens und Neumexikos, die zu *Ratitae* gestellt wurden, sind viel zu dürftig zu sicherer Einreihung, und die ersteren sind z. T. schon bei den *Carinatae* erwähnt (S. 138), soweit sie vollständiger sind.

2. Unterklasse: †Saururae.

Die kaum rabengroße †*Archaeopteryx* verdient als ältester Vogel besondere Beachtung und genauere Beschreibung, die dadurch ermöglicht ist, daß außer einer Feder zwei mit Federabdrücken versehene, beinahe vollständige Skelette im obersten marinen Jura von Eichstädt und Solnhofen in Mittelfranken gefunden worden sind (Fig. 130).

Der Schädel ist zwar anscheinend vogelartig, der gerade und nur mäßig lange Schnabel aber bis zur Spitze mit gleichartigen Kegelzähnchen, die in gleichen Abständen wahrscheinlich in Alveolen stecken, besetzt und hat weit vorn gelegene Nasenlöcher. Der taubenartige Hals besteht aus etwa zehn, die relativ lange Brust aus zwölf sicher nicht heterocölen, sondern wohl schwach amphicölen Wirbeln. Die Hals- und Brustrippen sind sehr schlank, erstere frei und letztere anscheinend einköpfig und in weiterem Gegensatze zu denen fast aller Vögel nicht mit *Processus uncinati* versehen. Bauchrippen, wie sie viele Reptilien haben,

Fig. 129. †*Dinornis maximus Owen* (O. *Ratitae*, U. O. †*Dinornithes*).
Quartär, Neuseeland, Südinsel (aus Andrews 1899). Skelett, $^1/_{17}$.

sollen vorhanden sein, sind aber vielleicht knöchere *Sternocostalia* (siehe z. B. Fig. 120, S. 133). Lumbosacralwirbel sind kaum über 5—7, z. T. sehr gestreckte Schwanzwirbel aber über 20 ausgebildet, so daß der Schwanz beträchtlich länger als der Rumpf ist.

Das kaum bekannte Brustbein, *Scapula, Coracoideum,* die sehr kräftige *Furcula,* sowie der *Humerus* mit seinem wohlentwickelten Brust-

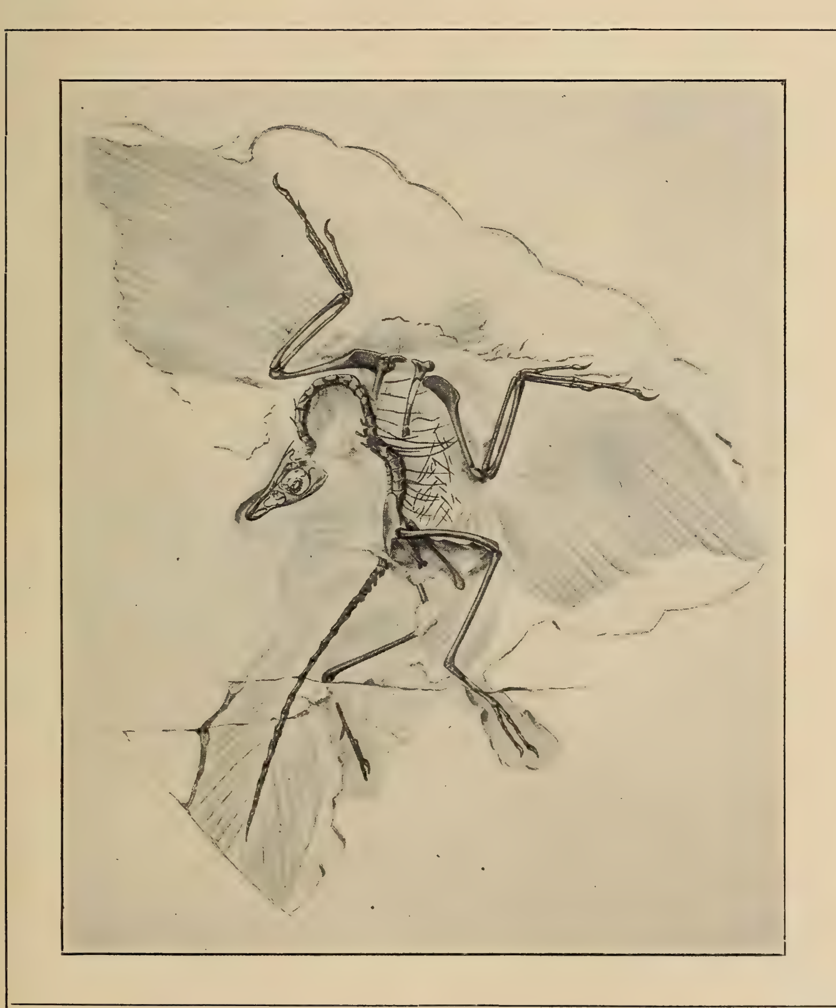


Fig. 130. †*Archaeopteryx Siemensi Dames* (1884 u. 1897). (U. Kl. †*Saururae*). Oberster mariner Jura (Lithographie-Plattenkalke), Solnhofen, Mittelfranken. Berliner Exemplar, 1/4.

muskelansatz sind denen der Flugvögel ganz ähnlich. Aber im Gegensatz zu ihnen ist der Vorderarm kürzer als der Oberarm, auch die drei Finger, obwohl sie zwei, drei und vier Glieder haben, sind relativ kürzer, und vor allem sind ihre *Metacarpalia* wahrscheinlich unverwachsen und ihre Krallen alle wohl ausgebildet, so daß die Hand eidechsenartig aussieht.

Das *Ilium* ist nach hinten zu wenig verlängert und anscheinend nicht mit dem Kreuzbein und den andern zwei Beckenknochen verwachsen, die wie bei manchen *Ornithurae* frei nach hinten ragen. Der Oberschenkel ist relativ lang, die *Fibula* unten stärker als sonst bei Vögeln, aber der anscheinend wohl ausgebildete Lauf *(Tarsometatarsus)* mit vier bekrallten, mäßig langen Zehen verhält sich ganz wie bei Flugvögeln. Auch in ihrem am Hals, *Tibiotarsus,* den Flügeln und Schwanz erhaltenen Federkleid erweist †*Archaeopteryx* sich als echter Flugvogel. Doch sind ihre 17, an Hand und Vorderarm entspringenden Konturfedern relativ klein und die Steuerfedern paarig fiederig angeordnet.

Der seltsame Urvogel dürfte also wohl mit Hilfe der scharfen Krallen seiner vorderen und hinteren Gliedmaßen geklettert und mit seinem Fanggebiß kleinen Tieren nachgestellt haben, wobei seine sehr kurzen, breiten Flügel ihm auch kurze Flattertouren, etwa wie dem Fasan, gestatteten.

Geologische Verbreitung und Entwicklung der Vögel.

Die Vögel sind jetzt in großem Individuen- und Formenreichtum allenthalben auf der Erdoberfläche verbreitet, können sie sich doch als gute Flieger über Wüsten, Hochgebirge und weite Meere hinwegerheben und sich Schwimmvögel z. T. weit vom Gestade entfernen. Ihre hornigen Teile werden aber nur ganz ausnahmsweise in Abdrücken erhalten, und ihre Knochen sind zwar fest, werden aber, da sie meistens hohl sind, leicht zerbrochen oder zerquetscht und bei Flugvögeln, die gewöhnlich klein sind, selten in Sedimentärschichten begraben.

Daher findet man zwar in ganz jungen Klüften und Höhlenausfüllungen, sowie in Süßwasser- und Sumpfablagerungen aller möglichen Gegenden Vogelreste nicht sehr selten, aus älteren Zeiten aber nur an wenigen Orten in genügender Zahl und Erhaltung. Nur von sehr wenigen prädiluvialen Formen ist das ganze Knochenskelett gefunden, die allermeisten kennt man nur in vereinzelten Knochen, vor allem des Gliedmaßenskelettes, dessen Teile ja oft sehr charakteristisch sind.

Im Quartär bis in die historische Zeit waren flugunfähige Vögel häufiger und weiter verbreitet als jetzt, besonders auf Neuseeland (Fig. 129,

S. 142) und Madagaskar stark entwickelt und in Riesenformen vertreten, die Flugvögel boten aber höchstens in geringen, tiergeographischen Verschiebungen Unterschiede von den gegenwärtigen.

Aus dem Jungtertiär kennt man außerhalb West- und Mitteleuropas auch aus Nordamerika, in viel geringerer Zahl auch aus dem Pliocän Indiens, dem Obermiocän Patagoniens (Fig. 125, S. 138) und dem Untermiocän der antarktischen Seymourinsel Vogelreste. In Europa sind vor allem Ablagerungen in Süßwasserseen, z. B. im Ries bei Nördlingen in Schwaben und in St. Gerand-le-Puy (Fig. 122 und 123, S. 136) im Département Allier reich an Resten, dementsprechend fand man hier besonders viele Schwimm- und Sumpfvögel. Es kommen im Miocän zwar ausgestorbene Arten, aber größtenteils lebende Genera vor.

Im Alttertiär überwiegen zwar fossile Genera, sie lassen sich jedoch größtenteils in rezente Familiengruppen oder sogar Familien einreihen. Süßwasser- und Sumpfvögel sind hier entsprechend dem Charakter der Ablagerungen wenig bekannt, denn nur in Westeuropa fand man zahlreiche zerstreute Knochen, besonders in obereocänen bis unteroligocänen Phosphoriten in Juraspalten des Quercy in Südwestfrankreich (Fig. 124, S. 138) und im marinen untersten Tertiär Südenglands. Ganze Skelette kennt man fast nur aus dem obereocänen brackischen Gyps von Paris, vereinzelte auch aus Süßwasserschichten Nordamerikas.

Aus der oberen marinen Kreide sind nur aus England, Schweden und New Yersey ganz dürftige Reste von Vögeln beschrieben, ebenso aus den obersten Süßwasserschichten der Kreide von Montana. Im marinen Untersenon von Kansas fand man aber gute Skelette von bezahnten, fliegenden und flugunfähigen Schwimmvögeln, den † *Ichthyornithes* (Fig. 120, S. 133) und † *Odontolcae* (Fig. 127, S. 140), und in dem obersten Jura von Mittelfranken nur die oben besprochenen † *Archaeopteryx*-Reste (Fig. 130, S. 143).

Von einer Stammesgeschichte der Vögel ist bei einem derartig dürftigen fossilen Material natürlich noch keine Rede; auch tiergeographisch läßt sich erst sehr wenig feststellen. Immerhin ist doch bemerkenswert, daß fossile Pinguine nur in ihrem heutigen südlichen Verbreitungsgebiet nachgewiesen sind, Laufvögel in Nordamerika nicht, in Europa nicht mit Sicherheit. Bis auf den Strauß, der einst sehr weit verbreitet war, scheinen sie wie heute fast nur in der Südhemisphäre und in mehr oder weniger beschränkten Gebieten verbreitet gewesen zu sein, wie überhaupt flugunfähige Vögel, abgesehen vom ältesten Tertiär und der obersten Kreide, im Norden nur sehr schwach vertreten sind. Von Interesse ist auch, daß in West- und Mitteleuropa während des Miocäns bis zum Eocän eine Reihe jetzt südlicher For-

men, teils afrikanische und indomalaiische, wie Pelikane, Flamingos, Ibis, Papageien und Sekretäre (*Serpentarius*), aber anscheinend auch einige südamerikanische Tagraubvögel, Verwandte der Kondore, lebten.

Manche Vogelgattungen lassen sich bis in das Mitteltertiär oder sogar Obereocän zurückverfolgen, wie die *Grallae Rallus* und *Numenius*. Wenn auch im Alttertiär nahe verwandte oder fremdartige ausgestorbene Gattungen herrschen, so waren damals doch offenbar die Unterordnungen und Familiengruppen der Vögel schon differenziert, und die Reste aus der oberen Kreide sprechen für noch ältere Differenzierungen. So verschiedenartige Tiere, wie †*Ichthyornis*, †*Hesperornis* und schon †*Archaeopteryx*, fordern eine lange, uns unbekannte Vorgeschichte der Vögel, geben uns aber auch schon Fingerzeige auf sie durch ihre Reptilmerkmale, die bei der ältesten Form am meisten hervortreten.

Sie haben ja noch reptilähnliche Zähne, †*Ichthyornis* und †*Archaeopteryx* amphicöle Wirbel und letztere dünne Rippen, ? Bauchrippen, einen eidechsenähnlichen Schwanz und Finger. Man kennt aber keine Übergangsformen von Reptilien zu ihr, wenn auch manche †*Dinosauria* speziell im Bau der Hinterextremitäten so vogelähnlich sind, daß sie ihren Vorfahren nahe gestanden haben mögen (S. 88ff.), während Ähnlichkeiten der †*Pterosauria* gewiß nur eine Folge gleicher Lebensweise als Flugtiere sind (S. 90ff.).

Von besonderem Interesse ist, daß der Urvogel †*Archaeopteryx* schon das Federkleid der Flugvögel hat und ein, wenn auch wohl schlechter Flieger, etwa wie der Fasan, war. Er stützt deshalb die Anschauung, daß alle Vögel ursprünglich fliegen konnten, daß also die Flugunfähigkeit mancher Wasservögel, wie der †*Hesperornis* (Fig. 127, S. 140) und der Pinguine, sowie der Laufvögel eine sekundäre Erscheinung ist, wenn auch gerade diese Formen in mancher Beziehung, z. B. in ihren hinten freien *Ischia* und *Ossa pubis*, in den einköpfigen *Quadrata* und in dem Mangel eines Pygostyls und z. T. auch in ihren Fingern primitive Merkmale bewahrt haben dürften.

Positive Beweise dafür, daß die *Ratitae* aus verschiedenen Gruppen primitiver *Carinatae* hervorgingen, lieferte die Paläontologie allerdings noch nicht, da man noch keine genügenden tertiären Reste von *Ratitae* kennt. †*Hesperornis* beweist wenigstens, wie früh schon starke Flügelreduktion im Vogelstamme auftrat, und die ältesten, untermiocänen Pinguinreste sind in Manchem typischen *Carinatae* ein wenig ähnlicher als die jüngeren, z. B. sind die *Metatarsi* noch relativ länger und fester verschmolzen (Fig. 126, S. 139).

Diagnosen der Vogelgruppen.

5. Klasse: ***Aves.*** Befiederte, warmblütige, lungenatmende Wirbeltiere, die Eier mit Kalkschale legen. Schädel mit einfachem *Condylus occipitalis*, beweglichen *Quadrata* und in der Regel mit Hornschnabel. Vordere Gliedmaßen Flügel mit drei Zehen, hintere mit *Tibiotarsus* und *Tarsometatarsus* und drei oder vier Zehen.

 1. Unterklasse: ***Ornithurae.*** Allermeist mit Hornschnäbeln. Mit verwachsenen *Metacarpalia* und reduzierten Fingerkrallen, gewöhnlich heterocölen Wirbeln und mit breiten Rippen mit *Processus uncinati*, Schwanzwirbel stark reduziert. Rezent bis obere Kreide.

  1. Ordnung: ***Carinatae.*** Flügel, *Furcula*, Brustbeinkamm und Konturfedern fast stets wohl entwickelt. *Quadrata* zweiköpfig und allermeist *Pterygoidea* und *Palatina* gelenkig verbunden, Beckenknochen hinten verschmolzen, ebenso letzte Schwanzwirbel. Sehr selten amphicöle Wirbel und in *Maxillae* und *Dentalia* Kegelzähne. Flug- und Schwimm-, selten Laufvögel. Viele Unterordnungen. Rezent bis obere Kreide.

  2. Ordnung: ***Ratitae.*** Laufvögel mit rückgebildeten Flügeln, Federn ohne geschlossene Fahne, stets mit Hornschnäbeln, heterocölen Wirbeln, ohne Pygostyl, Beckenknochen hinten unverschmolzen. Sechs kleine Unterordnungen. Rezent bis Unterpliocän.

 2. Unterklasse: ***†Saururae.*** Nur *†Archaeopteryx.* Flugvogel mit Konturfedern, bezahnten Kiefern, wohl amphicölen Wirbeln und 20 gestreckten Schwanzwirbeln, an ihnen Federn fiederig angeordnet. Rippen sehr schlank, ? Bauchrippen vorhanden. Mit drei bekrallten, getrennten Fingern. Im obersten Jura von Mittelfranken.

Neuere Literatur über fossile Vögel.

Allgemeines.

Abel: Die Vorfahren der Vögel und ihre Lebensweise. Verh. zool. bot. Ges., Bd. 61, Wien 1911.

Lyddeker, R.: Catalogue of the fossil Birds in the British Museum. London 1891.

Carinatae.

Ameghino, Fl.: Sur les oiseaux fossiles de la Patagonie. Bolet. Inst. geogr. Argentino, T. 15, Buenos Aires 1895.

Ameghino, Fl.: Enumeration de los Impennes fossiles de Patagonia y de la isla Seymour. Anal. Mus. nacion., T. 13, Buenos Aires 1906.

Andrews, Ch. W.: The skull and the skeleton of Phororhacos inflatus Amegh. Trans. zool. Soc., Vol. 15, London 1901.

Gaillard, C.: Les oiseaux des phosphorites du Quercy. Annal. Univ., N. S., T. 1, Fasc. 23, Lyon 1908.

Lucas, Fr. A.: Characters and relations of Gallinuloides etc. Bull. Mus. comp. Zool., Harvard Coll., Vol. 36, Cambridge Mass. 1900.

Lucas, Fr. A.: Notes on the osteology and relationships of the fossil birds of the genera Hesperornis, Hargeria, Baptornis and Diatryma. Proc. Un. St. nation. Mus., Vol. 26, Washington 1903.

Spulski: Odontopteryx longirostris n. sp. Zeitschr. deutsch. geol. Ges., Bd. 62, Monatsber., Berlin 1911.

Williston, S. W.: On the dermal covering of Hesperornis. Kansas Univ. Quarterly, Vol. 5, Lawrence 1896.
Wiman, C.: Über die alttertiären Vertebraten der Seymourinsel. Wiss. Ergebnisse schwed. Südpolar-Exped. 1901—1903, Bd. 3, Stockholm 1905.

Ratitae.

Burckhardt, R.: Das Problem des antarktischen Schöpfungszentrums vom Standpunkte der Ornithologie. Zool. Jahrb., Abt. f. System., Bd. 15, Jena 1902.
Parker, W. K.: On the cranial osteology, classification and phylogeny of Dinornithidae. Trans. zool. Soc., Vol. 13, London 1895.
Pycraft, W. P.: Morphology and phylogeny of the Palaeognathae (Ratitae and Crypturi) and Neognathae. Ebenda, Vol. 15, London 1901.

†Saururae.

Dames, W.: Über Brustbein, Schulter und Beckengürtel der Archaeopteryx. Sitz. Ber. Akad. Wiss, phys. math. Cl., Bd. 38, Berlin 1897.
Pycraft, W. P.: The wing of Archaeopteryx. Natur. Science, Vol. 8, NewYork 1896.

6. Klasse: Mammalia, Säugetiere.

Die Säugetiere zeichnen sich schon äußerlich dadurch vor anderen Wirbeltieren aus, daß sie allermeist in einer Vertikalebene sich bewegende Oberarme und Oberschenkel haben, also den Rumpf hoch über dem Boden tragen (Fig. 131), und daß von ihm der Schwanz in der Regel abgesetzt als bloßes Anhangsorgan erscheint, vor allem aber durch ihr

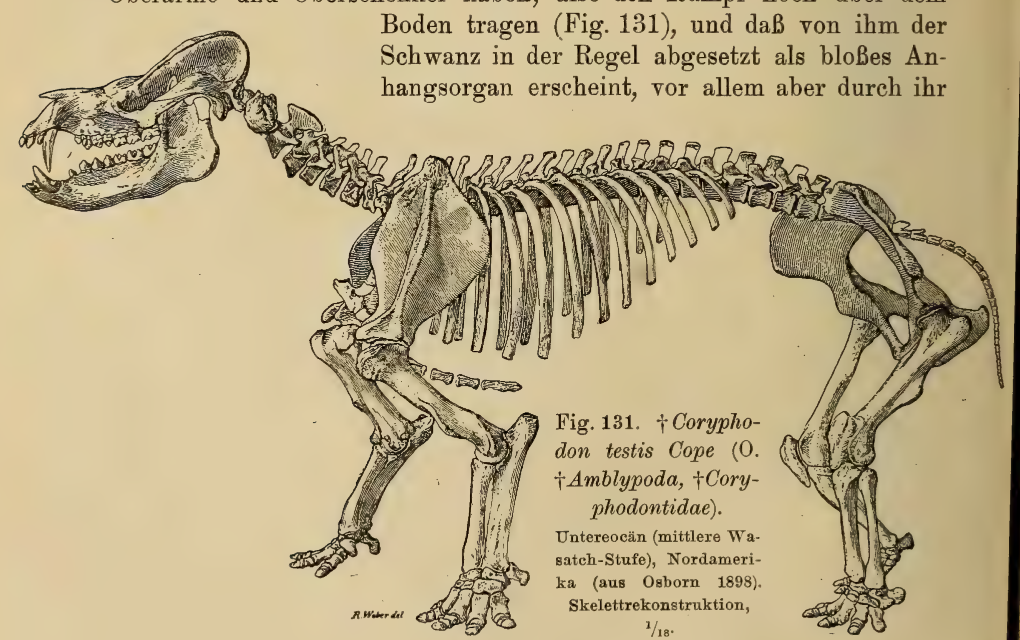


Fig. 131. †*Coryphodon testis Cope* (O. †*Amblypoda*, †*Coryphodontidae*). Untereocän (mittlere Wasatch-Stufe), Nordamerika (aus Osborn 1898). Skelettrekonstruktion, $^1/_{18}$.

nur selten, z. B. bei Walen und Seekühen, rückgebildetes Haarkleid. Hornschuppen kommen daneben nur manchmal vor, ebenso auch starke Horngebilde am Schädel.

Hautverknöcherungen spielen eine viel geringere Rolle als bei den niederen Wirbeltieren, nicht nur am Schädel, sondern auch am übrigen Körper, wo sie fast nur bei vielen *Edentata* stark sind (Fig. 152, S. 173). Dagegen sind Hautdrüsen, wie bei den meisten Amphibien, wohl entwickelt, und die in ihrer Stellung und Zahl systematisch etwas brauchbaren Milchdrüsen speziell charakteristisch (Säugetiere). Das letztere gilt auch für die Ausfuhrgänge der weiblichen Geschlechtsorgane, die außer bei den *Monotremata* vom After getrennt münden und bei höheren Formen immer mehr dazu neigen, unpaar zu werden, sowie für das Gehirn, bei welchem das Großhirn sich immer mehr entfaltet und seine Oberfläche kompliziert, was sich an Ausgüssen der Hirnhöhlen nachweisen läßt (Fig. 13, S. 10 und Fig. 165, S. 183), endlich auch für das Blut, das stets warm und mit kernlosen Blutkörperchen ausgestattet ist.

Die Wirbelkörper, die durch elastische Zwischenscheiben, nicht durch echte Gelenke verbunden und mit den Neuralbogen fest verwachsen sind, besitzen fast immer flache Endflächen, welche ebenso wie die Gelenkenden der gestreckten Extremitätenknochen der Säugetiere während des Wachstums als „Epiphysen“ durch Knorpel von dem Mittelstück, der Diaphyse, getrennt sind (Fig. 132).

Die Regionen der Wirbelsäule sind allermeist wohl differenziert, und fast stets sind sieben Halswirbel entwickelt. Sie sind lang oder kurz und dann manchmal, z. B. bei gewissen Walen, verschmolzen und besitzen bis auf den letzten beinahe immer je ein Blutgefäßloch in ihren mit Rippenrudimenten verschmolzenen Querfortsätzen. Der *Atlas* ist ringförmig mit reduziertem Körper und Dornfortsatz, der *Epistropheus* hat meist einen

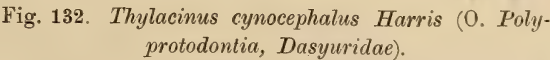


Fig. 132. *Thylacinus cynocephalus Harris* (O. *Polyprotodontia, Dasyuridae*).

Beutelwolf, rezent, Tasmanien (nach Orig. in Münchner Skelettsammlung). Linkes Vorderbein z. T. noch mit unverwachsenen Epiphysen, von vorn, 1/3. *a* Gelenkkopf, *b* großer äußerer, *c* kleiner oder innerer Muskelhöcker (*Tuberculum majus* und *minus*) an noch nicht verwachsener oberer Epiphyse, *d Foramen entepicondyloideum* unten an der Diaphyse, über dem inneren Muskelhöcker (*Epicondylus*), *e Ulna* hinten innen, *f Radius* vorn außen, gekreuzt, daher unten *Radius* innen, *Ulna* außen, *g* drei obere *Carpalia* (*Radiale* = *Scaphoideum*, *Intermedium* = *Lunare*, *Ulnare* = *Cuneiforme*), *h* vier untere *Carpalia* (*Carpale* 1 = *Trapezium*, 2 = *Trapezoideum*, 3 = *Magnum*, 4 + 5 = *Unciforme*), *i* fünf *Metacarpalia*, erste = innere Zehe (Daumen) nicht opponierbar mit zwei, 2. bis 5. Zehe mit je 3 Gliedern, Endglieder mit Krallen.

starken Dornfortsatz und stets vorn einen zapfen- oder löffelförmigen Zahnfortsatz. Präsacrale Rumpfwirbel sind meistens 19 bis 20 vorhanden, darunter häufig 13 rippentragende Brustwirbel und 6—7 Lendenwirbel; die vorderen Dornfortsätze sind gewöhnlich am höchsten und rückgeneigt, die hinteren breiter und vorgeneigt (Antiklinie, Fig. 68, S. 65). Die hinteren Brustwirbel sind in der Regel den Lendenwirbeln ähnlich, auch alterniert meistens die Zahl der Brust- und Lendenwirbel.

Die nur an ersteren vorhandenen freien, langen Rippen pflegen vorn mit je zwei Körpern und mit einem Querfortsatz zu gelenken und sind ventral mit dem Brustbein verbunden, das aus mehreren, sich folgenden Knochen besteht. Die hinteren Rippen werden einköpfig und ihre Enden frei.

Das Kreuzbein fehlt nur geologisch jüngeren Walen und Seekühen mit rückgebildeten Hinterextremitäten; es besteht aus 3—4, öfters 2, selten, z. B. bei *Edentata*, bis 9 eng verschmolzenen Wirbeln. Der nur bei Walen, Seekühen (Fig. 211, S. 222) und *Manidae* breit in den Rumpf übergehende Schwanz zählt meistens 10—20 oft ziemlich gestreckte Wirbel, selten weniger, z. B. bei manchen Primaten, öfters mehr, aber nie über 50.

Systematisch besonders wichtig ist der Schädel, der je nach der Hirn- und Gebißentwicklung, der Schnauzenlänge und durch Ausbildung dorsaler Fortsätze äußerst vielgestaltig ist, stets aber aus relativ wenigen, durch Zackennähte fest verbundenen Knochen besteht. Von den vier Hinterhauptsknochen tragen, wie bei den Amphibien, die *Exoccipitalia* die zwei Gelenkhöcker, die allerdings manchmal ventral verbunden sind. Das oft verschmolzene *Basi-* und *Praesphenoid* helfen mit ihren Seitenflügeln (*Ali-* und *Orbitosphenoidalia*) zusammen die Unter- und Seitenwand des Hirnschädels bilden, während das Dach die *Parietalia* und *Frontalia* einnehmen. Die Mediannaht der ersteren ist oft von einem Sagittalkamm eingenommen, senkrecht zu dem ungefähr an der Grenze gegen das *Supraoccipitale* ein Querkamm als Oberrand des Hinterhauptes *(Crista lambdoidea)* verläuft. Die manchmal, z. B. bei den *Simiae*, verschmolzenen Stirnbeine tragen bei vielen Pflanzenfressern charakteristische Fortsätze, z. B. Hornzapfen und Geweihe, und sind dann in der Regel durch starke Entwicklung von Luftzellen in ihrer Mittelschicht verdickt (Fig. 177, S. 194 und Fig. 185, S. 200). Zwischen ihnen und dem *Praesphenoid* bildet das Siebbein, das *Ethmoid*, den vorderen Hirnhöhlenabschluß gegen die oft geräumige Nasenhöhle, die durch eine fast stets nur hinten knöcherne vertikale Scheidewand quergeteilt ist.

An der Seitenwand zwischen *Supraoccipitale* und *Alisphenoid* beteiligt sich noch das *Squamosum*, dessen Jochfortsatz den Jochbogen bil-

den hilft und unten die konkave Gelenkfläche für den Unterkiefer trägt, welche die Säugetiere von allen andern Wirbeltieren zu unterscheiden gestattet. Darunter liegt medianwärts das sehr feste *Petrosum* (= *Perioticum*), an das sich seitlich das *Tympanicum* anschließt. Letzteres ist ursprünglich ringförmig und bleibt z. B. bei Beuteltieren so, meistens bildet es aber einen röhrenförmigen Gehörgang, der ventral oft zu einer großen *Bulla* aufgeblasen ist, z. B. bei Walen und vielen Raubtieren. Zwischen *Petrosum* und *Tympanicum* sind endlich je drei sehr kleine Gehörknöchelchen eingeschlossen, deren eines wohl dem *Quadratum* entspricht, das hier also eine ganz andere Rolle spielt wie sonst bei Wirbeltieren. Systematisch sehr wichtig sind schließlich die Nerven- und Gefäßlöcher speziell der Schädelbasis (Fig. 133).

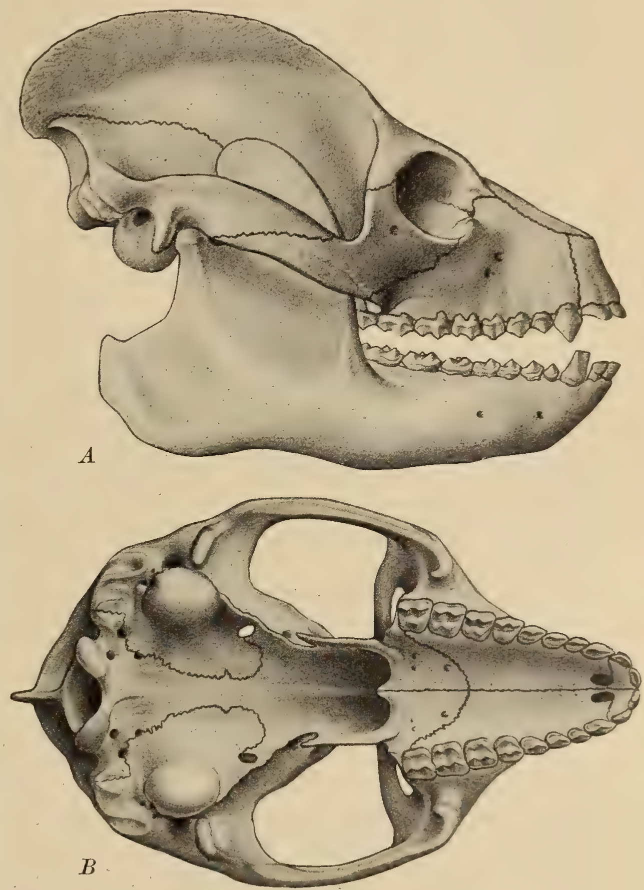


Fig. 133. †*Adapis parisiensis Cuvier* (O. *Primates*, U. O. *Prosimiae*, †*Adapidae*).
Obereocän (Quercy-Phosphorite), Département Tarn-et-Garonne, Südwestfrankreich (nach Münchner Originalen stark abgeändert aus Filhol 1883). *A* Schädel und Unterkiefer rekonstruiert, seitlich $^1/_1$. Zahnformel $\frac{2.\,1.\,4.\,3.}{2.\,1.\,4.\,3.}$. *B* Schädel von unten ergänzt, $^1/_1$.

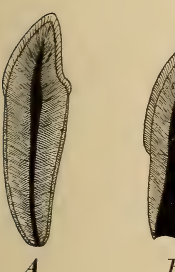
Von den Knochen des Gesichtsschädels sind die *Maxillae* meistens lang, tragen am Unterrand fast stets Zähne und senden, außer bei Walen, einen Jochfortsatz nach außen hinten, an den sich das zum *Squamosum* ziehende, spangenförmige *Jugale* anschließt. Es ist selten gerade, z. B. bei Delphinen, oder verkümmert wie bei manchen *Insectivora*. Es bildet

nicht nur die Untergrenze der Augen- und der sehr verschieden großen, einfachen Schläfenhöhle, sondern bei sehr vielen Säugetieren auch eine knöcherne Grenze zwischen diesen, da ein Fortsatz von ihm einem des *Frontale* entgegenstrebt und zuletzt oft eine postorbitale Spange, bei den *Simiae* sogar eine Scheidewand bildet (Fig. 68, S. 65 und Fig. 173, S. 191). Am Vorderrande der Augenhöhle ist dann noch ein *Lacrymale* vorhanden und ganz vorn die *Praemaxillae*, verschmolzen bei dem Menschen, selten, wie bei den Walen, lang. Sie tragen unten in der Regel Zähne und begrenzen vorn unten die einfache, knöcherne Nasenöffnung, die nur bei Verkümmerung des Geruchsorgans nicht ganz vorn liegt (Fig. 165, S. 183 und Fig. 168, S. 185). In der Nasenhöhle sind besonders bei niederen Säugern, Insektenfressern und Raubtieren stark entwickelte Knochenlamellen, die *Maxillo-* und *Ethmoturbinalia*, als Basis der Riechschleimhaut vorhanden, bei Walen, Seekühen und Primaten finden sich aber höchstens schwache Nasenmuscheln vor. Ihr Dach bilden die gestreckten *Nasalia*. Sie ragen bei Unpaarhufern frei vor (Fig. 190, S. 205), tragen manchmal bei Pflanzenfressern dorsale Fortsätze (Fig. 214, S. 230) und sind bei geologisch jüngeren Walen und Seekühen, sowie bei Tieren mit starker Rüsselbildung schwach bis rückgebildet (Fig. 168, S. 185 und Fig. 209, S. 219). Der Boden endlich der Nasenhöhle ist, wie bei manchen Reptilien (Fig. 111, S. 112), eine sekundäre Gaumenplatte, gebildet durch horizontale Fortsätze der *Praemaxillae*, *Maxillae* und *Palatina*, die bei niederen Säugetieren von Lücken durchsetzt sind. Die Choanen, die durch eine senkrechte *Vomer*-Platte getrennt und seitlich von herabragenden *Pterygoidea* begrenzt sind, münden deshalb erst hinter den Zahnreihen (Fig. 133 B).

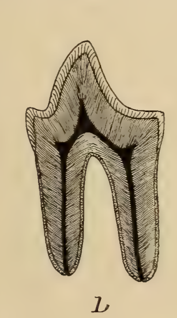
Die sehr festen und deshalb fossil relativ häufig erhaltenen Unterkiefer sind sehr charakteristisch, weil jeder Ast, zum Unterschied von denjenigen aller anderen Wirbeltiere, nur aus einem, meistens zahntragenden Hautknochen (homolog dem *Dentale*) besteht, der ein gewölbtes Gelenk hat. Die Symphyse, in der außer bei Bartenwalen (Fig. 168, S. 185) die Äste vorn allermeist spitzwinklig zusammenstoßen, ist sehr verschieden lang, ein Kronfortsatz vor dem Gelenk fehlt manchmal fast ganz. Letzteres ist oft knopfförmig und gestattet so beim Kauen ein gewisses Rotieren des Kiefers, besonders bei Omnivoren aber oft eine Querrolle, die nur eine Auf- und Abwärtsbewegung erlaubt wie speziell bei Raubtieren, selten ist es längsgestreckt, um dabei ein Vor- und Rückwärtsgleiten zu ermöglichen, wie bei sehr vielen Nagetieren. Bei Pflanzenfressern und höheren Säugetieren liegt es meistens so hoch über der Zahnreihe, daß man von einem aufsteigenden Ast des Unterkiefers spricht (Fig. 131, S. 148), und endlich ist der hintere untere

Winkel des Kiefers wechselnd gestaltet und deshalb oft systematisch brauchbar. Die knöchernen Teile des Zungenbeinbogens sind in der Regel sehr schlank.

Systematisch am wichtigsten ist das Gebiß, bei welchem zwar die Zahnstruktur, Zahnbefestigung und -stellung keine solche Mannigfaltigkeit wie bei den Fischen aufweist und die Zahnzahl selten über 50 steigt, die Differenzierung und Gestaltung der Kronen aber einen hohen Grad der Vollkommenheit erreicht. Dies hängt damit zusammen, daß ein Zerkleinern der Nahrung die Regel ist, und Pflanzenfresser







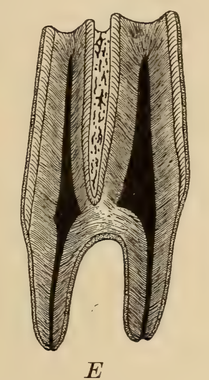




Fig. 134. *Monodelphia,* Zahnschliffe.

Vertikale außer *D* quere Zahnschliffe, schematisch. Dentin mit feinen parallelen Dentinröhrchen, Schmelz prismatisch, Cement mit Knochenkörperchen, Pulpahöhlen schwarz. *A* Schneidezahn eines Höhlenbären ausgewachsen, nicht abgekaut, quer $^1/_1$. *B* Junger noch wachsender Schneidezahn (aus Zittel 1893), Pulpahöhle noch weit offen, noch kein Cement an der Wurzel, $^1/_1$. *C* Schneidezahn, unterer Nagezahn eines Hasen, basal ständig nachwachsend, Schmelz dick nur an vorderer Außenseite, sonst rückgebildet, kein Cement, weicheres Dentin schräg abgekaut, Pulpahöhle unten weit offen, $^2/_1$. *D* Unterer Molar eines Maulwurfes, spitzhöckerig, brachyodont, mehrwurzelig, Längsschliff, $^{12}/_1$. *E* Oberer Molar eines Rindes, selenodont, hypselodont, die hohe mit Cement umkleidete Krone abgekaut, die Wurzeln im Alter unten verengert, quer, $^1/_1$.

unter den Säugetieren viel häufiger sind als unter den andern bezahnten Wirbeltieren.

Die Zähne stecken nur in einer Reihe zweiseitig symmetrisch in Alveolen der *Praemaxillae, Maxillae* und Unterkiefer. Sie bestehen aus einfachem Dentin, das an der Krone mit Schmelz, an der Wurzel mit Cement (Knochen) umkleidet ist und das die einfache Pulpahöhle umschließt (Fig. 134). Bei spezialisierten Huftieren und Nagetieren kann Cement auch die Vertiefungen der Krone ausfüllen (Fig. 134 *E*), und bei Beuteltieren dringen Dentinröhrchen auch in den Schmelz ein; bei ständig wachsenden Vorderzähnen kann aber der Schmelz auf die Vorderseite beschränkt sein wie bei den Nagezähnen oder reduziert wie bei Elefantenstoßzähnen (Fig. 134 C). Bei Gebißrückbildung endlich kann der Schmelz überhaupt reduziert werden wie bei *Edentata* und manchen

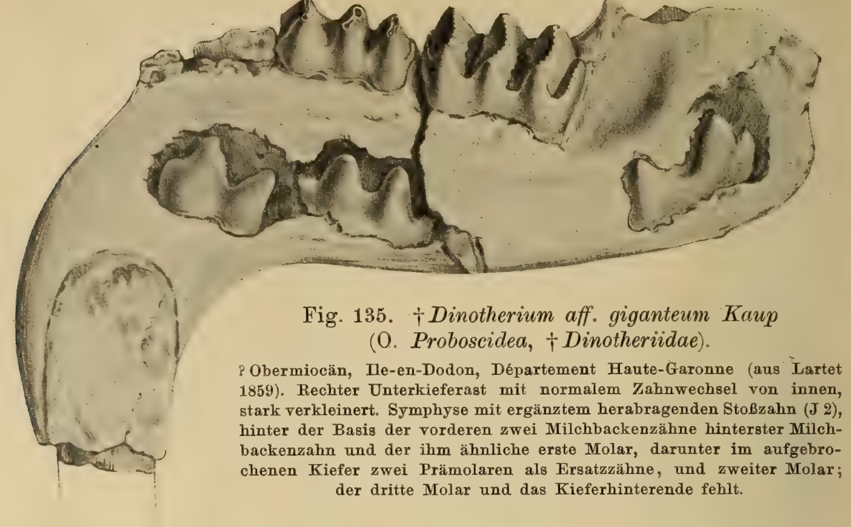


Fig. 135. †*Dinotherium aff. giganteum Kaup* (O. *Proboscidea*, †*Dinotheriidae*).

? Obermiocän, Ile-en-Dodon, Département Haute-Garonne (aus Lartet 1859). Rechter Unterkieferast mit normalem Zahnwechsel von innen, stark verkleinert. Symphyse mit ergänztem herabragenden Stoßzahn (J 2), hinter der Basis der vorderen zwei Milchbackenzähne hinterster Milchbackenzahn und der ihm ähnliche erste Molar, darunter im aufgebrochenen Kiefer zwei Prämolaren als Ersatzzähne, und zweiter Molar; der dritte Molar und das Kieferhinterende fehlt.

Walen, und bei ihnen kann sich dann auch Trabekulardentin statt einer Pulpahöhle vorfinden (Fig. 150, S. 172). Diese ist während des Zahnwachstums basal weit offen und bleibt es dauernd bei ständig wachsenden, des Cements entbehrenden, wurzellosen Zähnen wie den Nagezähnen oder Elefantenstoßzähnen oder bis in ein mehr oder minder hohes Alter bei Pflanzenfressern mit starker Abnutzung der Krone, die durch das Nachwachsen hoch bis prismatisch wird (hypselodont, Fig. 134 C und E). Bei Abschluß des Wachstums verengt sich aber der Eingang der Pulpahöhle, und es bilden sich eine bis mehrere Wurzeln, die in je einer Alveole der Kieferknochen stecken, was bei primitiveren, omnivoren oder fleischfressenden Tieren früh erfolgt, so daß ihre Zahnkronen niedrig bleiben (brachyodont, Fig. 134 A u. D).

Ein Zahnersatz findet höchstens einmal statt unter Herausschieben der „Milchzähne“ durch die basal entstandenen „bleibenden Zähne“ (Fig. 15, S. 12). Bei primitiveren Säugetieren findet der Zahnwechsel ziemlich spät statt, im Verlauf der Stammesgeschichte mancher Gruppen kann er aber immer früher erfolgen, sogar schon embryonal, z. B. bei manchen Robben, oder immer später bis gar nicht, z. B. bei Zahnwalen, so daß hier nur eine Zahngeneration (Dentition), die zweite oder die erste, funktioniert. Niemals werden die hinteren, spät durchbrechenden Backenzähne, die echten Molaren (*M*), gewechselt, sondern nur die Antemolaren, und auch diese öfters nicht alle, z. B. bei Beuteltieren nur der hinterste.

Gewöhnlich entsprechen die Milchzähne den bleibenden in Zahl und Form, doch sind die Milchbackenzähne in der Regel den echten Molaren, deren Funktion sie ja erfüllen, ähnlicher als ihren Nachfolgern (Fig. 135 und Fig. 179, S. 179), und öfters zeigt das Milchgebiß primitivere Merkmale als das bleibende.

Die normalen Säugetiere sind also diphyodont, d. h. mit zwei Dentitionen ausgestattet, nur bei Gebißreduktion monophyodont, wie bei geologisch jüngeren Walen, Seekühen und den meisten *Edentata*, oder zahnlos, wie bei den meisten Ameisenfressern und erwachsenen Bartenwalen. Nur bei monophyodonten Formen kann die Zahnzahl eine stark wechselnde und hohe sein, z. B. bis über 200 bei Delphinen, und können die Zähne alle gleichgestaltet (isodont), einfach kegelförmig oder stiftförmig sein, z. B. bei Zahnwalen (Fig. 230, S. 283) und vielen *Edentata* (Fig. 151, S. 172).

Sonst ist das Säugetiergebiß stets anisodont, und es lassen sich nach Stellung und Form Schneide-, Eck-, vordere und hintere Backenzähne (*J, C, P* und *M*) unterscheiden, die so konstant in ihrer Zahl sind, daß man für kleinere systematische Gruppen äußerst charakteristische Zahnformeln aufstellt. Man zählt dabei nur die Zähne einer Seite von vorn nach hinten und bezeichnet Milchzähne durch ein vorgesetztes *D*.

Zum Beispiel ist charakteristisch für die primitivsten Monodelphier $\frac{1.2.3.J,\ 1\,C,\ 1.2.3.4.P,\ 1.2.3.M}{1.2.3.J,\ 1\,C,\ 1.2.3.4.P,\ 1.2.3.M}$, abgekürzt $\frac{3\,J,\ 1\,C,\ 4\,P,\ 3\,M}{3\,J,\ 1\,C,\ 4\,P,\ 3\,M}$ oder $\frac{3.1.4.3.}{3.1.4.3.}$ $= 44$ Zähne, und für das Milchgebiß $\frac{3\,Di,\ 1\,Dc,\ 3\,Dm}{3\,Di,\ 1\,Dc,\ 3\,Dm}$, abgekürzt $D\frac{3.1.3.}{3.1.3.}$ $= 28$ Milchzähne. Sehr oft tritt eine Zahnreduktion ein, es schwinden dabei von den vorderen Backenzähnen, den Prämolaren (*P*), die vorderen zuerst, von den Molaren aber die hinteren. Fehlen zuletzt eine oder mehrere Zahnarten ganz, so spricht man von einem unvollständigen Gebiß und muß es in der Zahnformel besonders ausdrücken, z. B. bei *Cavicornia* $\frac{0\,J,\ 0\,C,\ 2.3.4.\ \text{oder nur}\ 3.4.P,\ 1.2.3.M}{1.2.3.J,\ 1C,\ 2.3.4.\ \text{oder nur}\ 3.4.P,\ 1.2.3.M}$, abgekürzt $\frac{0,\ 0,\ 3-2,\ 3}{3,\ 1,\ 3-2,\ 3}$. Durch solche Reduktionen entstehen häufig Lücken, „Diastemata", im Gebiß, z. B. zwischen Nagezahn und Backenzähnen bei Nagern (Fig. 146, S. 169), während sonst die Zähne gewöhnlich eine geschlossene Reihe bilden, außer wenn die Kiefer sehr gestreckt werden (Fig. 180, S. 198) oder für das Eingreifen großer Eckzahnkronen die Zähne etwas auseinanderrücken, z. B. bei Affen (Fig. 173, S. 190).

Die Form und Ausbildung der einzelnen Zähne hängt eng mit ihrer Funktion zusammen. So dienen die in den Zwischenkiefern und in der Symphysenregion des Unterkiefers befindlichen Schneidezähne, von denen

jederseits bis fünf, meistens drei vorhanden sind, zum Ergreifen und Abschneiden der Nahrung. Die stets einwurzeligen Zähne sind deshalb in der Regel kegel- bis meisselförmig, nicht selten aber ist je einer unter Reduktion und Schwund der andern vergrößert und wächst ständig fort, z. B. die zum Nagen dienenden Nagezähne (Fig. 134 C, S. 153), ähnliche Zähne bei pflanzenfressenden Beuteltieren oder die Stoßzähne der *Proboscidea* (Fig. 135). Öfters, z. B. bei den Gras abrupfenden Wiederkäuern, sind alle oberen Schneidezähne rückgebildet, selten, z. B. bei Elefanten, nur die unteren, manchmal aber auch beide, z. B. bei den meisten *Edentata* und Zahnwalen.

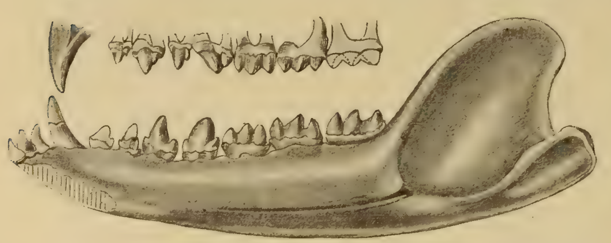


Fig. 136. †*Triconodon ferox Owen* (O. *Polyprotodontia*, † *Triconodonta*).
Oberster Jura, England (aus Osborn 1888). Unterkiefer- und Oberkieferzähne kombiniert, von innen $^2,{}^{15}/_1$. Innen am Unterkiefer Furche für den primären Kieferknorpel (Meckelscher Knorpel), Eck eingebogen, Kronfortsatz groß, Gelenk tief gelegen.

Der stets nur in der Einzahl vorhandene Eckzahn, der sich oben ganz vorn im Oberkiefer oder auf der Grenze zwischen ihm und den Zwischenkiefern befindet, während der untere bei geschlossenem Maul vor dem oberen eingreift (Fig. 160, S. 179), dient in der Regel zum Festhalten der Beute und als Waffe und ist fast immer konisch und einwurzelig, häufig vergrößert durch langes bis ständiges Wachstum, z. B. bei Raubtieren. Bei Pflanzenfressern neigt er zur Rückbildung, außer wo er bei Männchen als sekundäres Geschlechtsmerkmal vergrößert ist, wie bei Muntjaks und Zwerghirschen, und fehlt so oft ganz, z. B. bei Nagetieren, oder ist unten wie ein Schneidezahn ausgebildet wie bei Wiederkäuern und *Lemuridae*.

Die Backenzähne dienen nicht häufig fast nur zum Festhalten der Beute, wie bei Delphinen, manchen Robben und manchen, wohl insektenfressenden mesozoischen Säugetieren. Sie sind dann einfach kegelförmig (haplodont) oder haben vorn und hinten eine winzige bis große Nebenspitze und zugleich eine etwas bis ganz zweigeteilte Wurzel (protodont (Fig. 142, S. 165 und triconodont, Fig. 136) oder mehrere solche Nebenspitzen und eine zwei- bis dreiteilige Wurzel (polyconodont), so bei manchen mitteltertiären Walen (Fig. 169, S. 186). Gewöhnlich dienen sie zum Zerquetschen und Zermahlen (Kauen) und zum Zerschneiden und Zerreißen der Beute der omnivoren, Früchte, Blätter, Gras oder Fleisch fressenden Säugetiere. Bei Fleischfressern pflegt den mittleren, bei den andern den hinteren Backenzähnen die Hauptbedeutung zuzu-

kommen, und bei letzteren haben alle Backenzähne eine ziemlich gleich hohe Kronenoberfläche.

Die vordersten sind stets einfacher gebaut, oft nur einfach kegelförmig bis reduziert, manchmal mit einer Hauptspitze und einem hinteren oder inneren Nebenhöcker versehen.

Die hinteren Prämolaren leiten in ihrer Form etwas zu den Molaren über (Fig. 133, S. 151) und neigen bei spezialisierten Pflanzenfressern dazu, so komplizierte Kronen wie sie zu bekommen, so daß zuletzt, z. B. bei Pferden, ziemlich gleichartig spezialisierte (homöodonte gegenüber heterodonten) Backenzähne vorhanden sind (Fig. 187, S. 203).

Bei der allmählichen Komplikation der mehrwurzeligen Molaren kann man theoretisch von dem Trituberkulärzahn ausgehen, dessen drei

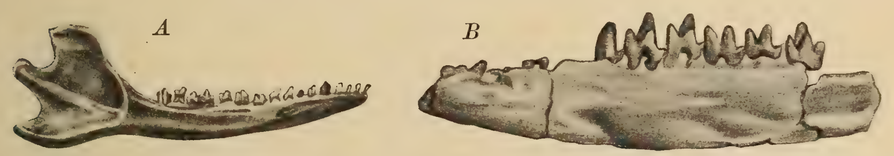


Fig. 137. †*Amphitherium Prevosti Blainv.* (O. ?*Polyprotodontia*, †*Trituberculata*). Mittlerer Jura (Stonesfield-Schiefer), England (aus Owen 1871 und Goodrich 1893). *A* Unterkiefer mit 4 J, 1 C, 11 P + M, von außen, $^2/_1$. *B* Unterkieferstück mit trituberkulären sehr spitzhöckerigen Backenzähnen, von innen, $^5/_1$.

Höcker den Ecken eines Dreiecks entsprechen (Fig. 137), wobei im Oberkiefer das eine Eck innen, im Unterkiefer außen ist und im letzteren in der Regel hinten noch ein niederer Kronenfortsatz (*Talonid*) vorhanden ist, in den normalerweise der obere Innenhöcker beim Biß eingreift (Fig. 167, S. 183), z. B. bei dem Halbaffen *Tarsius*. In verschiedener Weise kann ein vierter Höcker die Krone viereckig gestalten (quadrituberkulär) wie bei den meisten Primaten (Fig. 133, S. 151), Zwischenhöcker lassen fünf- und sechshöckerige entstehen (Fig. 193, S. 207), endlich gibt es vielhöckerige (multituberkuläre), deren Höcker in Quer- oder auch in Längsreihen stehen, z. B. bei †*Multituberculata* und †*Mastodon* (Fig. 145, S. 167 und Fig. 208, S. 218). Solche Zähne pflegen bei omnivoren und fruchtfressenden Tieren stumpfhöckerig oder bei Insektenfressern sehr spitzig zu sein (bunodont), bei Fleischfressern werden aber einige schmal und die Höcker scharfkantig (sekodont), so daß wie mit einer Scheere von den „Reißzähnen“ Fleischstücke zerschnitten werden können (Fig. 160, S. 179).

Bei reinen Pflanzenfressern werden die vier Haupthöcker oft in der Längsrichtung halbmondförmig (selenodont), z. B. bei Kamelen und Hirschen (Fig. 183, S. 199), oder die konischen, seltener halbmondförmigen Höcker werden durch Quer-, weniger durch Längsjoche verbunden (lophodont, selenolophodont), z. B. bei Tapiren und Nashörnern (Fig. 189,

S. 204). Endlich können die Vertiefungen (Täler) zwischen den Halbmonden oder Jochen durch Cement ausgefüllt sein, so daß eine für das Zermahlen härterer Pflanzenteile geeignete Reibfläche vorhanden ist, z. B. bei Pferden und Elefanten (Fig. 192, S. 206 und Fig. 207, S. 218). Dabei sind die unteren Backenzähne in der Regel schmaler als die oberen und greifen mit ihren Höckern oder Jochen alternierend in jene der oberen ein. Diese sind komplizierter gebaut und deshalb systematisch viel brauchbarer.

All' die Höcker und anderen Kronenelemente haben speziell in Amerika besondere Namen entsprechend der Trituberkulartheorie, nach welcher sich aus dem Trituberkularzahn die andern entwickelt haben sollen, erhalten.

Ist das Gebiß für die Beurteilung der Ernährung wichtig, so sind es die Gliedmaßen für die der Fortbewegung. Im Brustgürtel ist nur die meist dreieckig plattenförmige *Scapula* stets vorhanden, und vorn über dem Gelenk ist mit ihr das außer bei *Monotremata* rudimentäre *Coracoideum* als kleiner Fortsatz verschmolzen (Fig. 138). Bei primitiveren Säugetieren und solchen mit Greif- oder Klettergliedmaßen verbindet noch eine spangenförmige *Clavicula* das vorragende Ende des Schulterblattkammes (*Acromion*) mit dem Vorderende des Brustbeines, sie fehlt aber bei Läufern und Schwimmern. Der gestreckte, meist schlanke *Humerus* hat neben seinem oberen, gewölbten Gelenkkopf gewöhnlich deutliche Muskelfortsätze und unten innen (ulnar) das auch bei vielen Reptilien vorhandene Nervenloch *Foramen entepicondyloideum* (Fig. 132, S. 149), welches aber bei höher stehenden Säugetieren, besonders bei Läufern z. B. bei den meisten Huftieren und den Hunden, bei Schwimmern z. B. bei Walen und Seekühen, und bei Fliegern fehlt. Die meist auch gestreckten Unterarmknochen, die mit dem *Humerus* einen nach vorn offenen Ellbogenwinkel bilden, können bei Greifhandausbildung so gekreuzt werden, daß distal die *Ulna* außen, der *Radius* innen liegt. Bei guten Läufern verkümmert aber oft das Distalende der mit der *Radius*-Hinterseite fest verbundenen *Ulna*, die immer einen deutlichen Ellbogenfortsatz (*Olecranon*) hat.

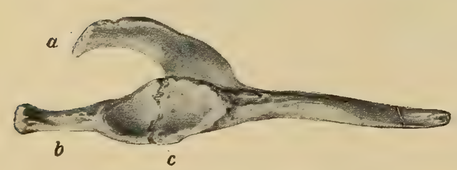


Fig. 138. †*Megalonyx Jeffersoni Harlan* (O. *Edentata*, U. O. *Xenarthra*, †*Gravigrada*).

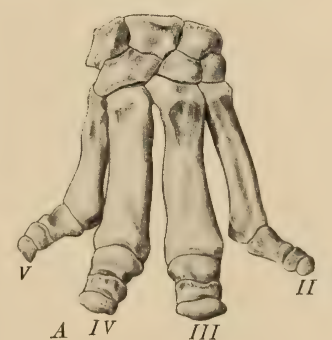
Diluvium (Bigbone-Höhle), Tennessee (aus Leidy 1853). Schulterblatt eines jungen Tieres von unten, $^{1}/_{6}$. *a* Schulterfortsatz (*Acromion*), *b Coracoideum*, durch eine quer durch die Schultergelenkpfanne *c* laufende Naht mit dem Schulterblatt als vorragender *Processus coracoideus* verbunden.

Die Handwurzel enthält stets zwei Reihen Knöchelchen, zwischen

denen sich bei den primitivsten Formen ein oder zwei zentrale finden, und bei primitiveren Säugetieren sind fünf gestreckte Finger mit höchstens drei Gliedern vorhanden (Fig. 132, S. 149).

Außer bei geologisch jüngeren Walen und Seekühen, bei welchen allein fast völlige bis gänzliche Verkümmerung der Hintergliedmaßen eingetreten ist (Fig. 211, S. 222), sind die drei Beckenelemente stets wohl ausgebildet. Das längliche, meist breite *Ilium* liegt oben vorn und verschmilzt an der Gelenkpfanne für den Oberschenkel mit den hinten unten gelegenen *Os pubis* und *Ischium*, die miteinander ein großes *Foramen ischiopubicum* (= *obturatum*) umschließen und außer bei manchen *Insectivora* eine Symphyse mit der jenseitigen Beckenhälfte bilden (Fig. 131, S. 148). Nur bei den niedersten Säugetierordnungen, *Monotremata* und *Marsupialia*, liegt fast stets vor jedem *Os pubis* in der Bauchwand ein *Epipubis*-Knochen (Fig. 143, S. 166).

Das gestreckte *Femur* besitzt neben und unter seinem kugelförmigen Gelenkkopf stets mehr oder minder entwickelte Muskelfortsätze, und der Unterschenkel wird in der Hauptsache von der geraden *Tibia* gebildet, die mit ihm den nach hinten offenen Kniegelenkwinkel bildet, vor dem fast immer eine knöcherne Kniescheibe, *Patella*, liegt. Die außen hinten gelegene, dünnere *Fibula* gelenkt oben gewöhnlich nicht am *Femur*, unten oft, so z. B. bei Pferden, Raubtieren und Primaten, auch nicht



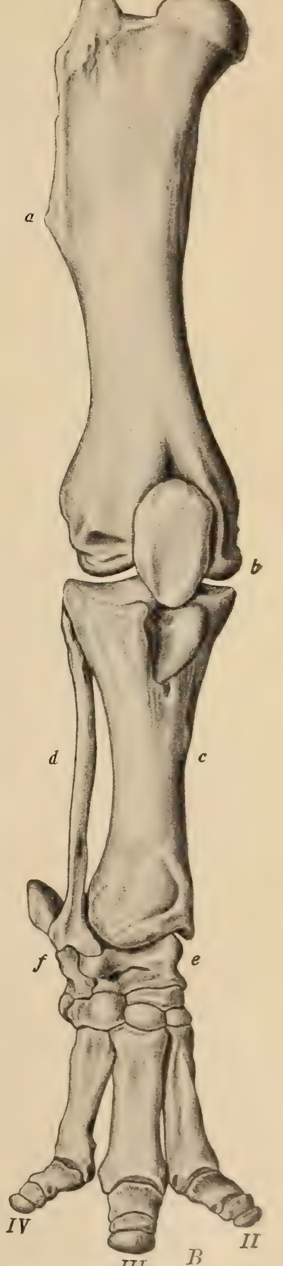


Fig. 139. †*Megacerops Tyleri* *Lull* (1905). (U. O. *Perissodactyla*, †*Titanotheriidae*).

Unteroligocän (untere White-River-Stufe), Süddakota. *A* Rechter Vorderfuß von vorn, 1/8. *Carpalia* alternierend, digitigrad mit Hufen, 3. Zehe am stärksten. *B* Rechtes Hinterbein von vorn, 1/9. *a Femur* mit *Trochanter* III, *b* Kniescheibe, *c* stämmige *Tibia*, *d Fibula* mit *Talus e* und *Calcaneus f* gelenkend, *e*. *Talus* oben mit Gelenkrolle, distal abgestutzt und mit zwei Knochen gelenkend; digitigrad, nur drei behufte Zehen, dritte am stärksten.

an der Fußwurzel und ist nicht selten rudimentär (Fig. 139 und Fig. 177, S. 195).

Von den zwei Reihen Fußwurzelknochen ist neben dem unten außen gelegenen Fersenbein *Calcaneus* das Sprungbein, *Talus*, am wichtigsten, weil es wegen seiner Festigkeit häufig fossil erhalten und in der verschiedenen Ausbildung seiner Gelenkflächen für Gruppen systematisch wichtig ist. Die ursprünglich fünf Zehen verhalten sich im wesentlichen wie an den Vordergliedmaßen. Sie haben an den vorderen und hinteren Füßen bei bekrallten Tieren krumme, seitlich platte und spitze, öfters gespaltene Endglieder (Fig. 132, S. 148 und Fig. 220, S. 241), bei dem Vorhandensein von Nägeln gerade, wenig spitze (Fig. 173, S. 190) und bei behuften Tieren gerade, dorsoventral platte und breite Endphalangen (Fig. 139). Bei Schwimmtieren werden aber die starken Verhornungen an ihnen rückgebildet, und bei Walen findet sich sogar, ähnlich wie bei manchen marinen Reptilien, eine Vermehrung der Zehengliederzahl (Hyperphalangie), jedoch keine der Zehen.

Von diesen ist die erste Zehe, besonders bei kletternden Tieren, öfters den anderen opponierbar (Greifhand und Greiffuß), sonst wird sie häufig rückgebildet (Fig. 139). In der Regel folgt ihr in der Rückbildung die fünfte Zehe; dies kann bei Läufern soweit gehen, daß bei behuften *Monodelphia* zuletzt nur noch die dritte und vierte (Fig. 68, S. 65) oder nur die dritte Zehe wohl entwickelt (Fig. 213, S. 226) und bei manchen pflanzenfressenden Beuteltieren nur die vierte Zehe stark ist, was stets mit einer Streckung ihrer *Metapodien* verbunden ist. Gewöhnlich geht der Hinterfuß in diesen Reduktionen dem vorderen voran (Fig. 139 A, B). Dieser ist aber vielseitiger gestaltet, indem er bei Seesäugetieren zu einer Flosse, bei Fledermäusen unter Streckung der Glieder des zweiten bis fünften Fingers zu einem Flugorgan umgebildet ist (Fig. 159, S. 178).

Wie schon aus mehrfachen Bemerkungen ersichtlich, sind die Säugetiere als Raubtiere und Pflanzenfresser größtenteils Landbewohner, viele sind gute Läufer, andere Kletterer, manche grabende Tiere, einige fliegen, und besonders Fleischfresser sind auch dem Schwimmleben im Meere angepaßt. Unter ihnen finden sich die größten, bis 17 m langen Säugetiere, während am Lande spezialisierte Pflanzenfresser (*Proboscidea*) die erheblichste Größe erreichten. Die kleinsten sind Insektenfresser von einigen cm Länge, die meisten sind — ohne Schwanz — nur wenige bis einige dm lang. Ihre Einteilung beruht einesteils auf der Höhe ihrer Organisation, die sich besonders in der Ausbildung der oben auf S. 149 besprochenen Weichteile kund tut, dann aber auch auf ihrer Lebensweise, die sich insbesondere im Gebiß und Gliedmaßenbau ausprägt. So trennt man drei Unterklassen *Monotremata*,

Didelphia und *Monodelphia,* wovon die letzten zwei als *Eutheria* sich der ersten, *Prototheria,* gegenüber zusammenfassen lassen, und worunter nur die *Monodelphia* sehr formenreich sind.

Das genaue Studium der Ontogenie und des Baues des Skelettes und Gebisses der Säugetiere und bei den *Monodelphia* auch die reiche Kenntnis der fossilen Formen erlaubt, eine Anzahl Gesetzmäßigkeiten in ihrer phylogenetischen Entwicklung festzustellen, von welchen die wichtigsten hier in Tabellenform angegeben sind, um die Beurteilung der im folgenden zu besprechenden einzelnen Gruppen zu erleichtern.

Primitiv:	Spezialisiert:
Geringe Körpergröße	große bis riesige Tiere
Knochen getrennt	Schädelnähte, Unterkieferäste, Wirbel, Extremitätenteile früh verschmolzen
Schädel groß gegen den Rumpf	klein oder sehr groß
Gesichtsteil groß	sehr klein oder sehr lang
Schädel nieder, Profil fast gerade	Hirnschädel gewölbt
Hirnhöhle klein	groß
Großhirnhöhle klein und glatt	groß und mit Furchen
Geruchshirn vorragend	rückgebildet
Scheitelbeine als Schädeldach	seitlich oder rückgedrängt
Hirnkapsel einfach	mit Luftzellen und Fortsätzen
Schläfengrube weit	eng
Tympanicum freier Ring	verwachsen, Röhre oder *Bulla*
Nasenbeine lang, glatt	rückgebildet oder mit Fortsätzen
Nasenmuscheln wohl entwickelt	schwach oder rückgebildet
Nasenöffnung vorn	hinter dem Schnauzenende
Oberkiefer niedrig	hoch
Jochbogen ganz, ohne Fortsätze	rückgebildet, unterbrochen, mit Fortsätzen
Augenhöhle hinten offen	hinten knöchern abgegrenzt
Unterkiefer mittellang mit Kronfortsatz	sehr lang oder kurz und hoch, ohne Kronfortsatz
Gebiß vollständig	*J, C, P* oder *M* oder alle fehlend
Differenziert und Zähne an Größe gleichartig	alle Zähne gleich oder einige sehr groß oder winzig
Zahnformel bei *Monodelphia* $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3.}{3.\ 1.\ 4.\ 3.}$	weniger oder mehr *P* und *M*
bei *Monodelphia J*, *C*, *P* Wechsel	Zahnwechsel unterdrückt
Zahnwechsel spät	sehr früh oder sehr spät
P einfacher als *M*	*P* so kompliziert wie *M*
M trituberkulär	mehr Höcker oder gar lopho- oder selenodont
Zahnkrone nieder	hoch bis prismatisch
Krone nur aus Dentin und Schmelz	Schmelz rückgebildet, Trabekulardentin, Cement
Halswirbel mittellang	sehr kurz oder sehr lang
zwei bis drei Sacralwirbel	mehr oder keine

viele Schwanzwirbel	sehr wenig
Clavicula wohl ausgebildet	rückgebildet
Humerus mit *For. entepicondyloideum*	ohne *Foramen*
fünf Zehen mit 2, 3, 3, 3, 3 Gliedern	weniger oder mehr Glieder oder Zehen
Gehfüße oder Kletterfüße mit opponierter erster Zehe	Lauffüße, Springbeine, Flügel, Grabfüße, Schwimmfüße, säulenförmige Beine
Zehen dem Boden aufliegend und *Metapodia* etwas gestreckt	*Metapodia* stark gestreckt, und nur Zehenspitzen mit Hufen den Boden berührend
Ilium schmal	*Ilium* bei schweren Tieren breit ausladend
Hintere Gliedmaßen wohl entwickelt	rückgebildet.

1. Unterklasse: Prototheria.

1. Ordnung: Monotremata.

Die drei auf Australien, Tasmanien und Neuguinea lebenden und z. T. im Diluvium des ersteren auch fossil gefundenen Gattungen weisen zwar in vielem, so in ihrer niederen Körpertemperatur, den Geschlechtsorganen und Milchdrüsen, im Mangel von Wirbelepiphysen und vor allem im Besitz freier Halsrippen, von besonderen *Coracoidea*, eines *Episternum* und von Beutelknochen, sowie in der Gestalt des *Humerus* niedere, teilweise an Reptilien erinnernde Merkmale auf. Sie sind aber in anderer Beziehung, z. B. in der Zahnlosigkeit und in der Länge des harten Gaumens spezialisiert und im Schädelbau wie im Haarkleid usw. normale Säugetiere.

2. Unterklasse: Eutheria.

Alle übrigen Säugetiere haben nur rudimentäre, verwachsene Halsrippen und *Coracoidea* (Fig. 138, S. 158), sowie Wirbelepiphysen. Die lebenden besitzen sämtlich eine gleichmäßig hohe Temperatur, normale Milchdrüsen und sind lebendig gebärend.

1. Überordnung: *Marsupialia* (= *Didelphia*).

Die stets behaarten und anisodont bezahnten Beuteltiere zeichnen sich außer in ihren paarigen Geschlechtswegen und in der ganz unvollkommenen Embryonalernährung in ihrem Skelett vor allem dadurch aus, daß das Gaumendach in der Regel Lücken zeigt und der hintere Unterkieferwinkel fast stets eingebogen ist (Fig. 140). Auch reichen die Dentinröhrchen bis in den Schmelz, es wird nur der letzte Prämolar gewechselt, gewöhnlich sind vier Molaren vorhanden, und endlich finden sich fast immer Beutelknochen (*Epipubes*) vor (Fig. 143). Ihr Schädel besitzt einen primitiven Bau. Vorn sind in der Regel fünf bekrallte

Zehen entwickelt, hinten stecken meistens die kleine zweite und dritte Zehe gemeinsam in einer Haut (Syndaktylie), die erste ist opponiert (bei Kletterern) oder fehlt (bei Läufern und Springern), und die vierte ist am stärksten. Fast sämtliche Beuteltiere sind Landbewohner auf Bäumen, in Wald und Busch und in der Steppe, und die lebenden gleichen in der Lebensweise und besonders im Gebiß Raubtieren, Insektenfressern, Nagetieren und Pflanzenfressern der *Monodelphia*. Hauptsächlich darnach kann man, unter Einreihung unsicherer, fossiler Formen drei Ordnungen unterscheiden.



Fig. 140. †*Oxygomphius frequens H. v. M.* (O. †*Polyprotodontia, Didelphyidae*). Untermiocän, Eselsberg bei Ulm (ergänzt nach *Didelphys* und Orig. in Münchner paläont. Sammlung aus Schlosser 1888). Unterkiefer von innen, 2/1. Vier Schneidezähne, Gelenk und einspringender Unterkieferwinkel nach rezentem *Didelphys* ergänzt.

1. Ordnung: Polyprotodontia.

Die kleinen bis höchstens mittelgroßen Insekten- und Fleischfresser haben $\frac{5-3}{4-3}$ kleine Schneidezähne, spitze Eckzähne und heterodonte Backenzähne, wovon die Molaren meist trituberkulär sind. Abgesehen von wenigen rezenten Australiens, die Syndaktylie zeigen, sind vier bis fünf wohl entwickelte Zehen vorhanden. Bis auf die amerikanischen Opossums (*Didelphyidae*) leben alle im australischen Gebiete von Tasmanien bis Neuguinea, wo auch fossile Reste im Quartär vorkommen. Die *Didelphyidae* aber, allerdings fast nur in Kieferresten, finden sich nicht bloß im Tertiär und wohl auch in der obersten Kreide Patagoniens, sowie im Alttertiär und vielleicht schon in der obersten Kreide Nordamerikas, sondern auch im Untermiocän bis Obereocän Westeuropas (Fig. 140).[1])

Die †*Sparassodontidae*, welche in Schädel- und Skelettresten im Miocän bis Eocän (? oberste Kreide) Patagoniens vertreten sind, unterscheiden sich von den tasmanischen Beutelwölfen (*Thylacynus*) wesent-

1) Letztere sind für die Geschichte der Paläontologie von größter Bedeutung geworden. G. Cuvier nämlich (siehe Band 1, S. 2 und 23!) fand zu Anfang des 19. Jahrhunderts in dem obereocänen Gips von Paris die ersten fossilen Gebißreste und schloß aus ihrem Vergleich mit den Zähnen der nur aus Amerika bekannten Opossums, daß ein echtes Beuteltier vorliege. Er konnte seinen kühn erscheinenden Schluß und damit die Geltung des von ihm aufgestellten Korrelationsgesetzes als richtig erweisen, indem er selbst vor einer wissenschaftlichen Kommission die weiteren Skelettreste und dabei die Beutelknochen aus dem Gesteinsblocke bloßlegte.

lich nur dadurch, daß ihr Zahnwechsel vollständiger sein soll als sonst bei Beuteltieren, der Zahnschmelz frei von Dentinröhrchen, und daß keine Lücken im knöchernen Gaumen vorhanden sind. Es scheinen ihnen auch wie *Thylacynus* im Gegensatz zu den andern Beuteltieren knöcherne *Epipubes* zu fehlen, trotzdem sind sie wohl nicht mit den *Carnivora,* den höheren Raubtieren, direkt verwandt (Fig. 141).



Fig. 141. †*Amphiproviverra manganiana Amegh.* (O. *Polyprotodontia*, †*Sparassodontidae*).

Obermiocän (Santa Cruz - Stufe), Patagonien (aus Sinclair 1906). Schädel und Unterkiefer von oben und seitlich, $^3/_4$. *A, B* Typus eines primitiven Säugetierschädels mit Scheitel- und Hinterhauptskamm. Zahnformel $\frac{4.\ 1.\ 3.\ 4.}{3.\ 1.\ 3.\ 4.}$. *a* bezahnte *Praemaxilla, b* bezahnte *Maxilla, c* lange *Nasalia,* bei Beuteltieren hinten breit, Dach der großen Nasenhöhle, *d Lacrymale, e Frontalia* fast ohne Eck hinter der Augenhöhle, *f Parietalia,* Dach der kleinen Hirnhöhle, *g Supraoccipitale, h* linker *Condylus occipitalis, i* Platz des ausgefallenen *Tympanicum, k Squamosum* vorn mit Jochbogenfortsatz, unten mit konkaver Gelenkfläche für den Unterkiefer, *l* einfaches *Jugale* ohne Fortsatz zwischen der Augenhöhle und der weiten Schläfengrube. *C, D* Einfache bezahnte Unterkieferäste in der Symphyse locker verbunden, *m* hoher Kronfortsatz, *n* konvexes Gelenk nicht hoch über der Zahnreihe, *o* Winkel, bei Beuteltieren eingebogen.

In der an Dinosaurier-Resten reichen untersten Kreide von Wyoming, sowie im obersten und mittleren Jura Englands kommen Kieferchen vor, die in ihrem vollständigen Gebiß 7—12, in spitze Prämolaren und trituberkuläre Molaren differenzierte Backenzähne haben (Fig. 137, S. 157). Schon weil manchmal der Unterkieferwinkel ein wenig eingebogen ist, reiht man die drei bis vier kleinen Familien dieser **†*Trituberculata*** am besten hier an, obwohl sich manche ebenso gut an primitive *Insectivora* anschließen. Ebenfalls winzige Kieferchen aus den gleichen Fundstellen werden als **†*Triconodonta*** zusammengefaßt, weil die hinteren der acht bis neun dem Eckzahn folgenden Backenzähne drei Höcker in einer Reihe haben (Fig. 136, S. 156). Da der Unterkieferwinkel eingebogen ist und wenigstens bei †*Triconodon* selbst ausschließlich der letzte Prämolar gewechselt werden soll, sind sie mit ziemlicher Sicherheit den *Polyprotodontia* anzuschließen. Fraglich ist es aber bei den †*Dromatheriidae*, drei winzigen Kieferchen aus der oberen Trias von Nordkarolina, an welche sich vielleicht auch solche aus der Trias des Kaplandes anreihen. Bei jenen sind hinter drei Schneidezähnen und dem Eckzahn zehn spitze, einfache Backenzähne vorhanden, von welchen die hinteren ein vorderes und hinteres Nebenspitzchen und eine schwache Zweiteilung der Wurzel zeigen (protodonte Backenzähne, Fig. 142).

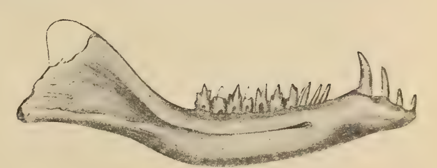


Fig. 142. †*Dromatherium sylvestre Emmons* (O. ?*Polyprotodontia*, †*Protodontia*).
Obere Trias (Chatham-Kohlenschichten), Nordkarolina (aus Osborn 1887). Linker Unterkieferast von innen, $^2/_1$.

2. Ordnung: Diprotodontia.

Die pflanzenfressenden, seltener omnivoren Beuteltiere sind auch oft sehr klein, einige aber von Nashorngröße. Bei ihnen ist speziell unten ein Schneidezahn nagezahnartig vergrößert, dafür sind die unteren weiteren Schneidezähne, die Eckzähne und vordersten Backenzähne verkümmert. Die Molaren sind mit vier Höckern oder zwei Querjochen versehen, die hintersten Prämolaren sind ihnen ähnlich oder haben eine schneidende Längskante, die öfters schräg gerieft ist. Die Füße der oft kletternden, oft springenden Tiere sind zwar meistens fünfzehig, zeigen aber häufig Syndaktylie.

Die typischen Familien sind von Tasmanien bis zu den östlichen Sundainseln verbreitet, im Quartär Australiens fand man auch fossile Angehörige, darunter ausgestorbene Genera. Davon ist †*Diprotodon*, ein den Wombats (*Phascolomys*) nahe stehendes Tier von Nashorngröße, vor allem durch die ungewöhnliche Größe seiner Hand- und Fußwurzel-

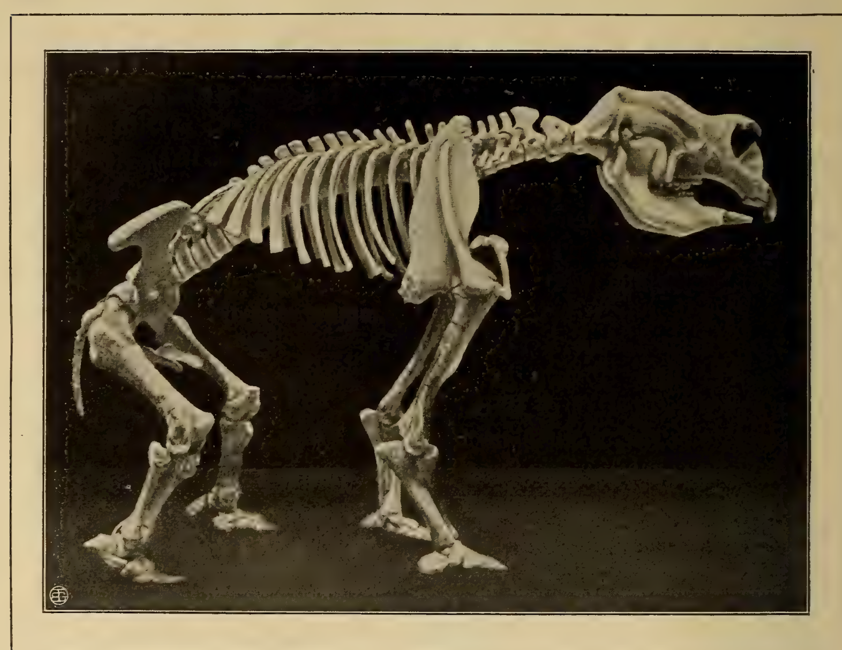


Fig. 143. †*Diprotodon australis Owen* (O. *Diprotodontia*, †*Diprotodontidae*). Diluvium, Callabona-See, Südaustralien (aus Woodward 1907). Skelettrekonstruktion (12 Fuß lang). Schneidezähne nagezahnähnlich, weites Diastema, Backenzähne mit Querjochen. *Epipubes* vorhanden, Fußwurzelknochen sehr dick, Zehen schwach.

knochen ausgezeichnet (Fig. 143), der stattliche †*Thylacoleo* aber durch die Reduktion seines Gebisses unter Vergrößerung je eines Schneidezahnes und eines schneidenden letzten Prämolaren. Wegen des letzteren und wegen seiner starken Krallen wird er von manchen für ein Raubtier gehalten.

Ein unvollständiger Skelettrest aus dem Alttertiär Tasmaniens bezeugt einstweilen nur, daß schon damals verwandte Beuteltiere dort hausten. Die Gattung *Caenolestes* aber, ein mäusegroßer Landbewohner im nördlichen Südamerika, weicht insofern von dem Typus der *Diprotodontia* ab, als oben vier Schneidezähne, ein Eckzahn und vordere Prämolaren, ziemlich wie bei *Polyprotodontia*, entwickelt sind und unten dem Nagezahn gleichfalls solche Zähnchen folgen, dazu die Füße nicht syndaktyl sind.

Fig. 144. †*Garzonia cfr. patagonica Fl. Ameghino* (O. *Diprotodontia*, *Caenolestidae*). Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Sinclair 1906). Linker Unterkieferast von außen, $^2/_1$. Hinter dem großen vorragenden nagezahnartigen Schneidezahn, dessen Spitze fehlt, geschlossene Reihe von sechs einwurzeligen Zähnen, letzter Prämolar und erste drei Molaren mehrwurzelig, stark abgekaut, vierter Molar sehr klein und einwurzelig.

An sie lassen sich kleine Kiefer- und seltene Schädelreste aus dem Jungtertiär und jüngeren Alttertiär (besonders aus der Santa Cruz-Stufe) Patagoniens als *Paucituberculata* anreihen, bei welchen meistens der letzte obere Prämolar und der erste untere Molar schneidend sind (Fig. 144).

3. Ordnung: †Multituberculata (= †Allotheria).

Kleine bis höchstens Stachelschwein-große Tiere, die fast nur in einzelnen Kieferchen oder Zähnen bekannt sind, und die wohl ähnlich wie omnivore oder pflanzenfressende Nagetiere lebten, reihen sich nach einem Schädel- und unvollständigem Skelettrest aus der obersten Kreide Nordamerikas den *Diprotodontia* an. Sie besitzen nämlich außer einem nagezahnartigen Schneidezahn höchstens oben noch ein bis zwei kleine Schneidezähne und dann hinter einer Gebißlücke einige Backenzähne mit zwei oder drei Höckerreihen, wobei nur oft, wie bei vielen *Diprotodontia*, der letzte Prämolar eine geriefte Schneide darstellt. Es ist auch der Unterkieferwinkel öfters eingebogen und der erwähnte Schädel z. B. in seinen Gaumenlücken *Diprotodontia*-artig (Fig. 145).

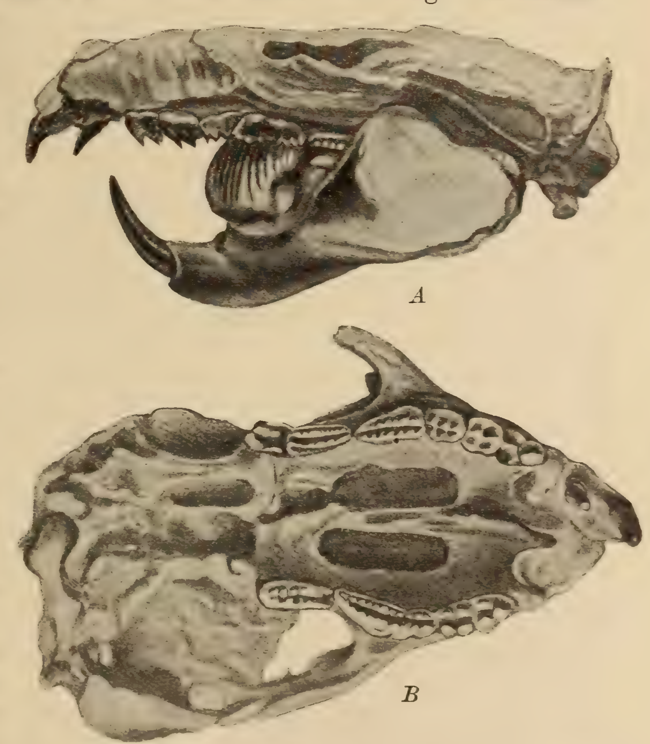


Fig. 145. †*Ptilodus gracilis Gidley* (1910). (O. †*Multituberculata*, †*Plagiaulacidae*).
Ältestes Tertiär (Fort Union-Schichten), Montana. *A* Schädel und Unterkiefer seitlich, 2/1. *B* Schädel von unten, 2/1. Der vorderste untere Backenzahn mit geriefter Schneide, alle anderen höckerig, Gaumen mit Lücken.

Außer wenigen Formen im untersten Tertiär Nordamerikas und Frankreichs und einigen fraglichen im Alttertiär und in der obersten Kreide Patagoniens finden sich Reste in der an Dinosauriern reichen oberen und untersten Kreide Nordamerikas, so-

wie in der untersten Kreide und dem obersten und ? mittleren Jura Englands (Fig. 215, S. 232), winzige Zähnchen sogar schon in der obersten Trias Englands und Württembergs und endlich eine fragliche Schädelvorderhälfte mit lückenlosem Gaumen in der ? obersten Trias von Basutoland in Südafrika.

2. Überordnung: *Monodelphia* (= *Placentalia*).

Die überaus mannigfach differenzierten und oft sehr spezialisierten höheren Säugetiere haben stets ein unpaares Begattungsorgan und eine gut ausgebildete Ernährung der Jungen im Mutterleib. Der knöcherne Gaumen ist selten durchbrochen, der Unterkieferwinkel fast nie eingebogen, mehr als drei Schneidezähne jederseits kommen nur ganz ausnahmsweise vor, nur äußerst selten mehr als drei Molaren und niemals Beutelknochen, stets ist mindestens die dritte Zehe wohl entwickelt, Syndaktylie endlich findet sich fast niemals.

Man kann über ein Dutzend Ordnungen unterscheiden, die aber sehr ungleichartig und verschieden umfangreich sind.

1. Ordnung: Rodentia.

Die allermeist kleinen Nagetiere bilden eine wohlumgrenzte und die jetzt weitaus artenreichste Ordnung der Säugetiere. Sie ist durch ihr Gebiß charakterisiert, je ein oberer und unterer Schneidezahn ist nämlich als ständig wachsender, gekrümmter und vorn mit dickem Schmelz bekleideter Nagezahn ausgebildet (Fig. 134 C, S. 153). Weil Eckzähne fehlen und die höchstens drei Prämolaren völlig reduziert sein können, folgt ihm stets eine weite Zahnlücke. Der Zahnwechsel neigt zu völliger Rückbildung, und die hinteren, in der Regel gleichartigen Backenzähne sind entsprechend der gewöhnlich pflanzlichen Nahrung meistens mit Querjochen oder queren Schmelzfalten, seltener mit vier Höckern versehen und sehr oft prismatisch. Sehr charakteristisch ist auch die mit der Nage- und Kaubewegung zusammenhängende Form des Unterkiefers, dessen Gelenk verschieden hoch liegt und rundlich bis längsoval ist, und dessen starker Winkel in seiner wechselnden Gestalt systematisch wichtig erscheint (Fig. 146).

Die niedere Stellung der Nagetiere äußert sich nicht nur in der Ausbildung der Geschlechtsorgane und des Hirns, sondern auch in der Schädelform. Stets sind die Nasenbeine lang und die Jochbogen einfach, außer daß sich bei den Hasen und Eichhörnchen eine Postorbitalspange findet, immer jedoch sind knöcherne Gehörblasen vorhanden. Auch die Wirbelsäule bietet außer in der manchmal vorhandenen Verkürzung des Schwanzes nichts Besonderes. Da es aber neben den weitaus vorherr-

schenden Bodenbewohnern, die manchmal springend sich fortbewegen, vielfach graben und besonders in Steppen häufig sind, Baumbewohner und amphibisch lebende Süßwasserbewohner gibt, sind die Gliedmaßen der Nagetiere mannigfach ausgebildet. Sehr oft fehlt das Nervenloch des *Humerus*, und es kommen in der Handwurzel, im Unterschenkel und Hinterfuß Knochenverwachsungen vor. Es sind jedoch sehr häufig *Claviculae* und meistens fünf, selten vier oder drei Zehen vorhanden, die Füße sind gewöhnlich plantigrad und mit Krallen, seltener mit Hufen oder hufartigen Nägeln versehen.

Die jetzt überall verbreiteten Nagetiere lassen sich zwar vor allem nach ihrem Gebiß in zwei scharf getrennte Unterordnungen teilen, innerhalb der viel umfangreicheren der typischen Nager ist aber eine weitere Einteilung schwierig.

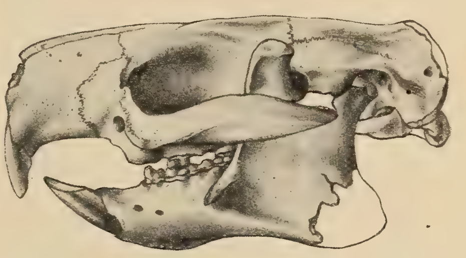


Fig. 146. †*Paramys delicatus Leidy* (O. *Rodentia*, U. O. *Simplicidentata*, *Sciuromorpha*, †*Ichyromyidae*).

Mitteleocän (untere Bridger-Stufe), Wyoming (aus Matthew 1910). Schädel und Kiefer, seitlich, 2/3.

Die **Unterordnung** der ***Duplicidentata*** (= *Lagomorpha*) umfaßt nur die zwei sehr kleinen Familien der Hasen und Pfeifhasen (*Leporidae* und *Ochotonidae*), die, vor allem auf der Nordhalbkugel verbreitet, in der australischen und madagassischen Region fehlen. Weder ihr durch große Gaumenlücken ausgezeichneter Schädel, noch ihre Kiefer und ihr Gebiß, dessen Formel $\frac{2.\ 0.\ 3-2.\ 3-2.}{1.\ 0.\ \ 2.\ \ 3-2.}$ ist, zeigen die Spezialisierung der Nagetiere in höherem Grade, außer daß ihre Backenzähne aus zwei prismatischen Pfeilern bestehen. Die Nagezähne sind auch seitlich mit dünnem Schmelz bekleidet, und hinter dem oberen befindet sich noch ein winziger, stiftförmiger Schneidezahn. Alle sind Bodenbewohner mit kurzem Schwanz und bekrallten fünf, respektive vier Zehen. Fossile, wenig abweichende Formen kennt man bis in das Oligocän zurück, und zwar im Miocän und Oligocän *Leporidae* nur aus Nordamerika, *Ochotonidae* nur aus Europa.

Bei der **Unterordnung** ***Simplicidentata*** ist die Zahnformel $\frac{1.\ 0.\ 2-0.\ 3-2.}{1.\ 0.\ 1-0.\ 3-2.}$; außer der hierin ausgedrückten starken Gebißrückbildung sind die Nagezähne nur vorn mit Schmelz bekleidet. Sehr bezeichnend gegenüber fast allen anderen Säugetieren (auch den *Duplicidentata*) ist, daß die oberen Backenzahnreihen sich mehr genähert sind als die unteren, daß meistens die zwei Kieferäste, deren Kronfortsatz sehr oft rück-

gebildet ist, in der Symphyse etwas beweglich sind, um eine Verschiebung der unteren Nagezähne gegen einander zu gestatten, und auch, daß die Kaubewegung hauptsächlich von hinten nach vorn stattfindet. Damit hängt zusammen, daß die Unterkiefergelenke in dieser Richtung gestreckt sind, und daß der äußere Kaumuskel (*Masseter*) einen starken vorderen Teil besitzt, von welchem oft eine Portion von der *Maxilla* in einem sonst sehr kleinem Nerven- und Gefäßloch unter dem Vorderrand der Augenhöhle entspringt (Fig. 147). Dieses *Foramen infraorbitale* dient neben dem Gebiß und der Kieferausbildung zur Einteilung in wenige Gruppen und in etwa zwanzig Familien.

Bei der Gruppe der Eichhörnchen, *Sciuridae*, und der ihnen verwandten Familien (*Sciuromorpha*) zeigt das *Foramen* wie das Unterkiefereck nichts Besonderes, und die zwei bis ein Prämolaren und allermeist drei Molaren sind oft niedrig und vierhöckerig. Erstere gehen in Europa wie in Nordamerika bis in das Oligocän zurück, und dort wie im Eocän schließen sich ihnen die noch primitiveren †*Ischyromyidae* an (Fig. 146). Aber auch die Biber, *Castoridae*, die schmelzfaltige, hohe Backenzähne haben, kennt man schon aus dem Oligocän. Sie erreichen im Diluvium Nordamerikas fast Bärengröße und gehören überhaupt zu den größten Nagern.

Die Gruppe der Siebenschläfer, Springmäuse und einiger nur afrikanischer Familien (*Anomaluroidea*), meist kletternde und springende Tiere, unterscheidet sich von den vorigen vor allem durch die Weite ihres *Foramen infraorbitale* (Fig. 147). Fossile kennt man fast nur aus dem Diluvium und Jungtertiär Europas. Dort schließen sich ihnen vom Untermiocän bis Obereocän kleine, ausgestorbene Familien mit niedrigen, höckerigen oder schmelzfaltigen Backenzähnen an, von welchen man fast nur Kiefer und wenige Schädel kennt (Fig. 148). Sie sind wahrscheinlich auch im Oligocän Ägyptens vertreten.

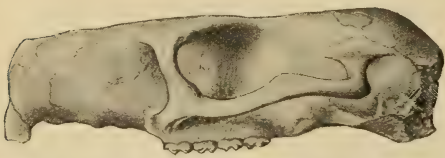


Fig. 147. †*Pseudosciurus suevicus Hensel* (U. O. *Simplicidentata*, *Anomaluroidea*, †*Pseudosciuridae*).

Unteroligocän (Bohnerz), Eselsberg bei Ulm in Württemberg (ergänzt aus Schlosser 1902). Schädel seitlich, $^1/_1$. Jochbogen ergänzt nach dem rezenten *Anomalurus*, vor der Augenhöhle sehr weites *Foramen infraorbitale* für den äußeren Kaumuskel.

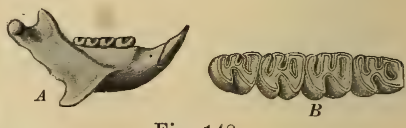


Fig. 148. †*Theridomys gregarius Schlosser* (1884). (U. O. *Simplicidentata*, *Anomaluroidea*, †*Theridomyidae*).

Obereocän (Phosphorite), Quercy, Département Tarn-et-Garonne. *A* Rechter Unterkieferast von außen, $^1/_1$. *B* Untere P 4 bis M 3 von oben, $^3/_1$ (nach Orig. in der Münchner paläontologischen Sammlung).

Die Gruppe der überall verbreiteten mäuseartigenNager (*Myoidea*) zeichnet sich vor allem durch äußerste Verringerung der bald niedrigen und höckerigen, bald hohen und schmelzfaltigen Backenzähne aus, indem ihre Zahnformel $\frac{1.\,0.\,0.\,3-2.}{1.\,0.\,0.\,3-2.}$ ist. Fossile nahe Verwandte kennt man aus Europa und Nordamerika bis in das Miocän zurück, Hamsterartige sogar schon aus dem Oligocän und Obereocän Westeuropas.

Die *Hystricomorpha* endlich, die in Südamerika äußerst formenreich, sonst nur in wärmeren Gegenden der alten Welt verbreitet sind, und die einige relativ große Nager umfassen, haben alle ein weites *Foramen infraorbitale* und schmelzfaltige, fast immer hohe drei Molaren und je einen Prämolar. Sie zeichnen sich dadurch aus, daß ihr Unterkieferwinkel an der Außenseite entspringt. Verwandte der Stachelschweine, *Hystricidae* (Fig. 149), die sogar Knochen annagen, so daß diese manchmal wie von Menschen bearbeitet aussehen, lassen sich in Nordamerika und Indien nur bis in die jüngste Vergangenheit, in Europa aber bis in das Oligocän zurückverfolgen, zahlreiche der südamerikanischen Formen aber nur in Patagonien ebensoweit; darunter sind im Pliocän Riesenformen von Ochsengröße.



Fig. 149. *Hystrix leucura Sykes* (U. O. *Simplicidentata, Hystricomorpha, Hystricidae*).

Diluvium, Dürrloch bei Regensburg in Bayern (ergänzt nach Orig. in der Münchner paläontol. Sammlung). Linker Unterkieferast von innen mit J 1, P 4—M 3, 3/4. Gelenkkopf längsoval, der Winkel entspringt an der Außenseite.

2. Ordnung: Edentata.

Wenige artenarme Familien von Insekten- und Blattfressern zeichnen sich durch ungewöhnlich starke und manchmal völlige Gebißreduktion aus. Nur ausnahmsweise sind nämlich Schneidezähne und ein Zahnwechsel nachzuweisen, in der Regel sind nur gleichartige, prismatische Backenzähne vorhanden, und statt mit Schmelz sind sie mit Cement umkleidet und im Innern mit Trabekulardentin erfüllt (Fig. 150).

In vielem, z. B. im Schädelbau und in der starken Ausbildung der Geruchsorgane zeigen sie primitive Merkmale, nur ist der Jochbogen häufig unterbrochen. Gewöhnlich sind auch mehr als drei Kreuzbeinwirbel vorhanden, Schlüsselbeine und ein *Foramen entepicondyloideum* fehlen manchmal. Verwachsungen der Beinknochen spielen aber keine große Rolle, und meistens sind bei den vielfach grabenden, kleinen bis sehr stattlichen Tieren fünf oder vier bekrallte Zehen ausgebildet. Die

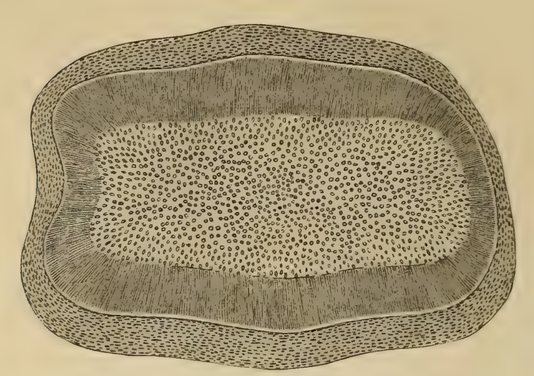


Fig. 150. †*Hapalops spec. indet.* (U. O. *Xenarthra*, †*Gravigrada*).

Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (Orig. in der Münchner paläontol. Sammlung). Prismatischer Backenzahn, schematisierter Horizontalschliff, $^7/_1$. Statt Pulpahöhle vertikale Trabekulardentinröhren und um das Zahnbein (Dentin) statt des Schmelzes Mantel von Cement mit Knochenkörperchen.

Behaarung endlich ist oft gering, hornige oder auch knöcherne Hautskelettplatten sind aber häufig viel stärker als sonst bei Säugetieren ausgebildet.

Vor allem nach dem Bau der Geschlechtsorgane, des Hirnes und der Wirbelsäule unterscheiden sich die wenigen in den Tropen der alten Welt lebenden sehr stark von den süd- und mittelamerikanischen Formen.

Jene ***Effodientia*** (=*Nomarthra*) sind mäßig große Ameisenfresser mit sehr gestrecktem Schädel und sehr langem Schwanz. Von ihnen zeichnen sich die zahnlosen Schuppentiere, *Manidae*, durch ihren Hornschuppenpanzer, die afrikanischen Erdferkel, *Orycteropodidae*, durch die Trabekulardentinstruktur ihrer etwa acht Backenzähne aus, die in ihrer Regelmäßigkeit an die mancher Rochen (*Myliobatinae*) erinnert. Außer Resten im Diluvium Südasiens und Altpliocän Vorderasiens kennt man nur sehr dürftige und unsichere aus dem Quartär Madagaskars, sowie dem Miocän und Unteroligocän Westeuropas.

Die mannigfaltigen ***Xenarthra***, die fast nur in Südamerika vorkommen, sind vor allem durch die Entwicklung besonderer Gelenke ihrer Lendenwirbelbogen und durch die innige Verbindung des Kreuzbeines mit dem *Ischium* ausgezeichnet. Sie sind bald lang-, bald sehr kurzschnauzig, und ihr Jochbogen besitzt oft einen absteigenden Fortsatz.

Bei der Familiengruppe der Gürteltiere,

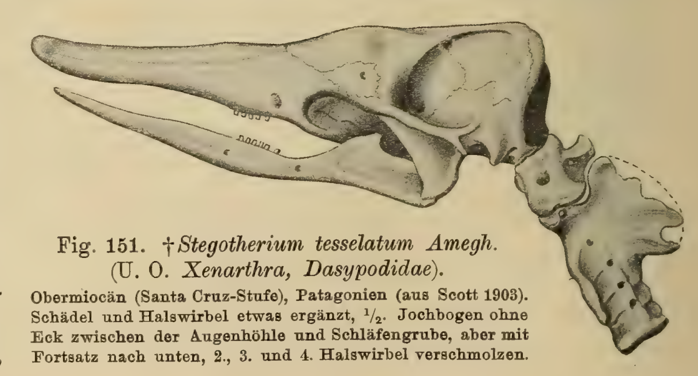


Fig. 151. †*Stegotherium tesselatum Amegh.* (U. O. *Xenarthra*, *Dasypodidae*).

Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Scott 1903). Schädel und Halswirbel etwas ergänzt, $^1/_2$. Jochbogen ohne Eck zwischen der Augenhöhle und Schläfengrube, aber mit Fortsatz nach unten, 2., 3. und 4. Halswirbel verschmolzen.

Loricata, die außer durch Hornplatten mit Knochenpanzerplatten geschützt sind, funktionieren fast stets nur sieben bis zehn prismatische Backenzähne, die Halswirbel sind z. T. verschmolzen, und allermeist sind fünf bekrallte Zehen vorhanden. Gegenwärtig sind nur kleine, insektenfressende *Dasypodidae* mit gestreckter Schnauze und mit beweglichem Panzer vor allem in den Steppenebenen bis in das südlichste Nordamerika verbreitet. Im Diluvium Südamerikas finden sich aber bis 2 m lange und kleinere in Patagonien bis in das Eocän zurück (Fig. 151). Im Diluvium und Pliocän des südlichen Nordamerika und Südamerikas kommen daneben aber noch bis über 2 m lange Formen vor, an die sich in Patagonien bis in das Oligocän kleinere anreihen, welche einen kurzen Schädel, sowie verschmolzene Rumpfpanzerplatten und Rückenwirbel haben, und deren Hinterfüße Hufe tragen, die †*Glyptodontidae* (Fig. 152). Von der anderen Familiengruppe *Pilosa*, in der höchstens knötchenförmige Hautverknöcherungen vorkommen, sind Reste der tropischen Urwaldbewohner, der langschnauzigen, zahnlosen Ameisenbären, *Myrmecophagidae*, und der kleinen, blattfressenden, kurzschnauzigen Faultiere, *Bradypodidae*, nur im Diluvium Südamerikas gefunden worden. Die formenreicheren †*Gravigrada* aber haben nicht nur bis Elephanten-große Vertreter im Diluvium, wo sie sich wie im Oberpliocän bis in das südliche Nordamerika verbreitet

Fig. 152. †*Glyptodon clavipes Owen* (U. O. *Xenarthra*, †*Glyptodontidae*).
Diluvium (Pampas-Stufe), Buenos Aires, Argentinien (aus Lydekker 1894). Fester Panzer des Rumpfes und Schwanzes seitlich, $^{1}/_{18}$.

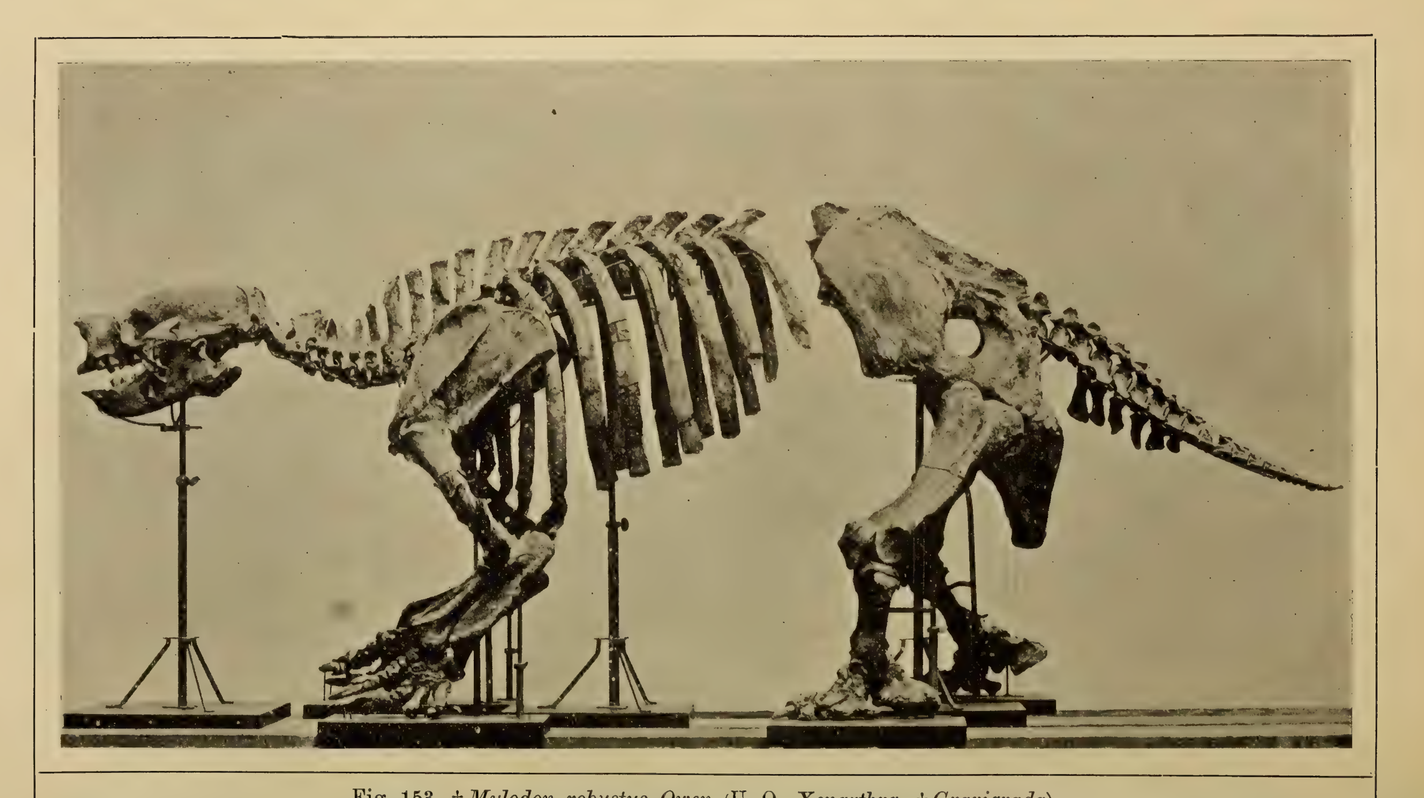


Fig. 153. † *Mylodon robustus Owen* (U. O. *Xenarthra*, † *Gravigrada*).

Diluvium (Pampas-Stufe), Argentinien (aus Lydekker 1894). Skelett, stark verkleinert. Jochbogen mit herabragendem Fortsatz, *Ilium* und *Ischium* mit *Sacrum* verschmolzen, Zehen mit sehr starken Krallen.

finden (Fig. 138, S. 158), sondern auch kleinere in Patagonien bis in das Obereocän zurück. In dem sehr starken Schwanz und in ihren plumpen Gliedmaßen gleichen sie den Ameisenbären; sie traten auch wohl wie diese mit dem Außenrand der stark bekrallten Füße auf; in dem Schädel und im Besitz von nur vier bis fünf prismatischen Backenzähnen schließen sie sich aber den Faultieren an, doch ist der vorderste Zahn oft Eckzahn-artig gestaltet und die Schnauze häufig gestreckt (Fig. 153).

Anhang: †Ganodonta.

Aus Nordamerika kennt man außer einem kleinen Skelett einer mitteleocänen, Gürteltier-artigen Form aus dem Mitteleocän bis zum ältesten Tertiär unvollständige, nicht sehr große Reste, die in Gliedmaßenteilen und im Schädel besonders den geologisch jüngsten †*Gravigrada* gleichen. Es sind zwar Schneidezähne, große Eckzähne und bewurzelte Backenzähne vorhanden, doch sind die ersteren und der Schmelz in Rückbildung begriffen, und die Backenzähne werden bei den geologisch jüngeren Genera prismatisch. Die Wirbelgelenke aber scheinen bei sämtlichen normal zu sein, das Kreuzbein nicht mit dem *Ischium* verwachsen, und Hautpanzerteile sind unbekannt (Fig. 154).

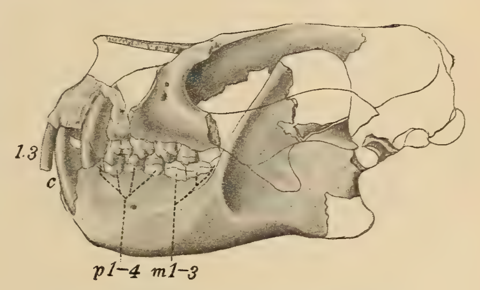


Fig. 154. †*Psittacotherium multifragum Cope* (O. ? *Edentata*, †*Ganodonta*). Paleocän (Torrejon-Schichten), Neumexiko (aus Wortman 1897). Aus verschiedenen Resten ergänzter Schädel und Unterkiefer, mit 1 J, 1 C, 4 P, 3 M, seitlich, $^1/_{4,5}$.

3. Ordnung: Insectivora.

Die kleine Ordnung der Insekten- und Würmerfressenden und meist einzeln lebenden *Insectivora* umfaßt die kleinsten und niedersten *Monodelphia*, die jetzt nur in Australien und Südamerika fehlen, wo ihre Rolle durch gewisse Raubbeutler gespielt wird. Ihr Schädel ist niedrig und gestreckt, das Gehirn, die öfters vorhandenen Gaumenlücken und die ringförmigen *Tympanica*, sowie das allerdings sehr seltene Vorkommen von vier Schneidezähnen erinnern an jene.

Einige Genera, die im Süden der alten Welt leben, und an die sich der mit einer Fallschirmhaut versehene *Galeopithecus* Südasiens wahrscheinlich anschließt, haben hinter den Augenhöhlen eine mehr oder minder vollkommene Knochengrenze und eine vom *Os pubis* und *Ischium* gebildete Beckensymphyse. Sie sind aber fossil noch nicht nachgewiesen. Bei den anderen ist das *Iugale* schwach bis rückgebildet, manchmal





Fig. 155. †*Amphidozotherium Cailuxi Filhol* (O. *Insectivora*, U. O. *Dilambdodonta*, *Talpidae*).

Obereocän (Quercy-Phosphorite), Départem. Tarn-et-Garonne, (Orig. in Münchner paläont. Sammlung). Linker *Humerus* eines Grabfußes, gedrungen und mit sehr starken Muskelfortsätzen. *A* von vorn, *B* von hinten, 1/1. *a* ovaler Gelenkkopf für Schultergelenk, *b* ungewöhnliche Gelenkfläche für *Clavicula*, *c Foramen entepicondyloideum*, *d* Gelenkkopf für *Radius*, *e* Gelenk für *Ulna*.

fehlt sogar die Symphyse der *Ossa pubis*. Im primitiven Skelett, in welchem sich unter anderem *Claviculae*, ein *Foramen entepicondyloideum* und fünf, selten vier bekrallte Zehen fast stets finden, sind infolge ziemlich wechselnder Lebensweise die Beine mehrfach differenziert, *Fibula* und *Tibia* sind häufig verschmolzen, und typische Grabbeine öfters ausgebildet (Fig. 155). Niemals aber ist die erste Zehe der plantigraden und meist bodenbewohnenden Insektenfresser opponiert, was sie von den Primaten unterscheidet.

In ihrem stets vollständigen Fleischfressergebiß, in welchem der Zahnwechsel gewöhnlich auffällig früh erfolgt, sind die Schneidezähne nicht selten differenziert, vor allem vergrößert, die Eckzähne fast nie groß und oft zweiwurzelig, die Backenzähne spitzhöckerig, die Molaren meistens trituberkulär, seltener vierhöckerig.

Nicht spezialisierte *Insectivora* sind also den *Polyprotodontia*, aber auch den niedersten Primaten, Raubtieren und Huftieren recht ähnlich. Vor allem nach der Ausbildung ihrer Molaren kann man zwei Unterordnungen trennen.

Die wenigen ***Zalambdodonta***, deren Molaren unten nur drei Spitzen, oben nur die innere stark ausgebildet zeigen, und die jetzt in Madagaskar, Afrika und Kuba leben, haben außer sehr wenig bekannten Vertretern im Oligocän Nordamerikas einen Angehörigen im Obermiocän Patagoniens, der dem grabenden Goldmull (*Chrysochloris*) Südafrikas nahe steht (Fig. 156).



Fig. 156. †*Necrolestes patagonensis Ameghino* (1894). (O. *Insectivora*, U. O. *Dilambdodonta*, † *Chrysochloridae*).

Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien. Linker Unterkieferast von außen, 2/1. Die vier kleinen J fehlen, der hohe Eckzahn ist zweiwurzelig, P 2 triconodont, die nach anderen Exemplaren ergänzten hohen Kronen von P 3, P 4 und M 1—3 sind trituberkulär.

Die formenreicheren ***Dilambdodonta***, die an den oberen Molaren drei oder vier Haupthöcker, an den unteren einen Talon besitzen, sind in Nordamerika und Europa bis in das Oligocän, respektive Obereocän zurück in mehreren Familien, so Spitzmäusen, Maulwürfen und Igeln (*Soricidae, Talpidae, Erinaceidae*) vertreten (Fig. 155). Daneben kommen im Miocän Europas und im Oligocän Nordamerikas auch fossile Familien vor (Fig. 157), im Eocän aber nur recht dürftige Reste, z. B.

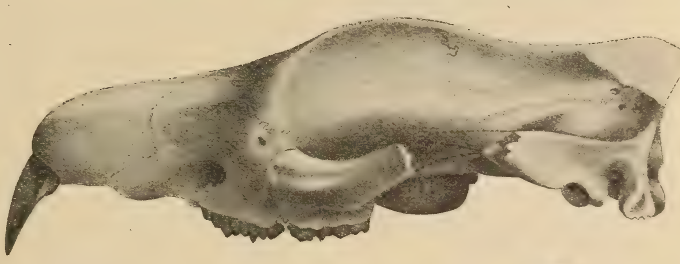
sind mitteleocäne *Talpidae* bloß durch Gebißreste, nicht durch ihre charakteristischen Grabbeine aus Nordamerika bekannt.



Fig. 157. †*Lepictis Haydeni Leidy* (1869). (O. *Insectivora*, U. O. *Dilambdodonta*, †*Leptictidae*).
Oligocän (White-River-Stufe), Süddakota. Linke Schädelhälfte von unten, 1/1. Zahnformel 2. 1. 4. 3, hintere Backenzähne trituberkulär.

Im Eocän und Paleocän kommen dazu, besonders in Nordamerika, noch kleine Familien von unsicherer Zugehörigkeit. Nur bei den †*Hyopsopodidae*, die sich im Eocän Nordamerikas verbreitet finden, sind die Schneidezähne primitiv, sonst meist an Zahl verringert und vergrößert, und nur bei den wohl wasserbewohnenden †*Pantolestidae* sind die Eckzähne nicht klein; die Molaren aber sind meist trituberkulär. Bei manchen herrscht Zweifel, ob man sie nicht primitivsten Primaten zurechnen soll, wie die sehr wenig bekannten †*Mixodectidae* Nordamerikas, die aber auch Nagetieren in manchem gleichen, andere könnte man auch niedersten Huftieren anreihen. Endlich könnten manche trituberkuläre Zähne der Kreide- und Juraformation hierher statt zu *Polyprotodontia* gehören.

Anhang: † Tillodontia.



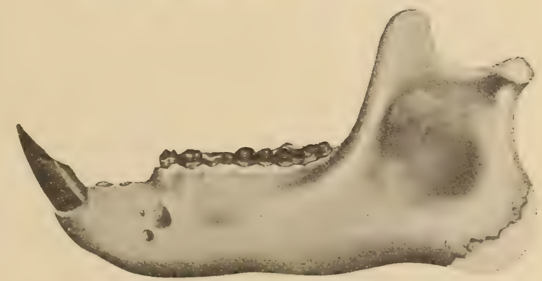


Fig. 158. † *Tillotherium fodiens Marsh* (1876). (O. ? *Insectivora*, † *Tillodontia*).
Mitteleocän (Bridger-Stufe), Wyoming. Schädel und Unterkiefer seitlich, 1/4.

Unvollständige Reste im Untereocän von Nordamerika und England, und im Mitteleocän des ersteren bis Bärengröße erreichend, stammen von wenigen primitiven Tieren, die raubtierähnliche Schädel und bekrallte Füße haben. Ihre drei Prämolaren und Molaren neigen zur Jochbildung, und besonders bemerkenswert ist, daß bei den geologisch jüngeren der mittlere Schneidezahn unter Rückbildung des ersten und dritten, sowie

des Eckzahnes ganz nagezahnartig wird. Deshalb wurde die in ihrer Stellung unsichere Gruppe früher den Nagetieren angereiht, ihre älteren Vertreter sprechen aber für eine Beziehung zu *Insectivora* (Fig. 158).

4. Ordnung: Chiroptera.

Die kleinen Fledermäuse schließen sich zwar in vielem den *Insectivora* an, ihre Schnauze neigt aber mit den *Praemaxillae* und Schneidezähnen zur Rückbildung, die Eckzähne sind groß und die Zahl der Backenzähne öfters gering. Bezeichnend für sie ist ihr Flugorgan. Der *Humerus* und noch mehr der Unterarm, sowie die Glieder des zweiten bis fünften Fingers sind schlank und sehr gestreckt, zwischen ihnen, der Körperseite und dem meistens sehr kurzen Schwanz, sowie einem Knochensporn hinten am Fuß spannt sich eine Flughaut aus (Fig. 159). Nur der opponierbare erste, selten auch der zweite Finger, sowie die fünf Zehen der schwachen Beine sind bekrallt, die Beckenhälften sind etwas dorsalwärts gedreht, und die Symphyse der *Ossa pubis* ist schwach. Der Brustkorb endlich ist tonnenförmig und weit. In diesen wie anderen Anpassungen an das Flugleben bieten die Fledermäuse interessante Vergleiche mit den Flugsauriern (S. 90) und Vögeln (S. 132). Hauptsächlich nach Unterschieden in ihrem Flugorgan, das sie von jenen unterscheidet, zerfallen sie in zwei Unterordnungen.



Fig. 159. ? *Vespertilio aquensis Gaudry* (O. *Chiroptera, Vespertilionidae*). Oligocän (Gipsmergel), Aix, Provence (aus P. Gervais 1869). Flügel mit Hautabdruck, $^1/_1$. Unterarm lang, *Ulna* nicht rückgebildet, 1. Zehe normal mit Kralle, 2.—5. Zehe sehr gestreckt ohne Krallen mit Flughaut dazwischen.

Die ***Megachiroptera,*** die fliegenden Hunde der warmen Gegenden der alten Welt, sind in vielem die primitiveren, z. B. besitzen sie fast alle eine Kralle auch am zweiten Finger und eine nicht verkürzte Schnauze. Da sie größtenteils Früchte fressen, sind die Höcker ihrer Backenzähne, die sich, ähnlich wie bei manchen †*Multituberculata* (S. 167), in der Längsrichtung aneinander reihen, nicht spitzig. Fossil kennt man fast nur einen Skelettrest aus dem Oligocän bei Vizenza, bei dem die *Ulna* nicht so stark rückgebildet wie bei den rezenten erscheint.

Die insektenfressenden, sehr kleinen ***Microchiroptera,*** die sehr spitze Backenzähne haben, zeigen stärkere Spezialisierungen und sind formenreicher. Ihr zweiter Finger ist nie bekrallt, in weiterem Gegensatz zu den *Megachiroptera* hat ihr *Humerus* starke obere Muskelfortsätze und der Unterkiefer einen langen, schlanken Winkelfortsatz. Hauptsächlich dank

ihres Flugvermögens sind sie jetzt überall, außer in den Polarregionen, verbreitet.

In quartären Höhlenablagerungen besonders Europas und Brasiliens fanden sich viele rezente Arten, im Miocän und Oligocän bis in das Obereocän aber fast nur in Frankreich mehrere, z. T. fossile Genera. Schon im Obereocän waren sie ziemlich spezialisiert, doch scheint dort die *Ulna* manchmal noch nicht rückgebildet zu sein (Fig. 159). Hier, wie im Oligocän Ägyptens sollen übrigens Verwandte der jetzt nur südamerikanischen *Phyllostomidae* durch sehr dürftige Reste vertreten sein.

5. Ordnung: Carnivora.

Die Raubtiere haben als Fleischfresser, seltener als omnivore Tiere ein vollständiges Gebiß mit einfachen Schneidezähnen, starken, konischen Eckzähnen und ziemlich einfachen, meistens schneidenden Prämolaren, während die hinteren Molaren ungefähr trituberkulär zu sein pflegen. Stets sind die Backenzähne niedrig und ihre Höcker oft scharfkantig. Der Schädel ist gestreckt bis kurz mit hinten niemals völlig abgegrenzten Augenhöhlen, die Querrolle des Unterkiefergelenkes erlaubt nur vertikale Bewegungen (Fig. 160).



Fig. 160. †*Cynodesmus thooides Scott* (1893). (O. *Carnivora fissipedia, Canidae*).

Mittelmiocän (untere Deep-River-Schichten), Montana. Schädel und Unterkiefer seitlich, $^1/_2$. Reißzähne und dahinter niedere höckerige Molaren deutlich. Infolge Fehlens des Hirnhöhlendaches gefurchter Steinkern des Großhirn- und Kleinhirnraumes sichtbar.

Die *Claviculae* sind rudimentär, in den plantigraden bis digitigraden Gliedmaßen finden sich aber nur im *Carpus*, so bei allen rezenten Raubtieren, Verwachsungen; stets sind fünf, seltener vier bekrallte Zehen vorhanden. In der Ausbildung des Hirnes und der Geschlechtsorgane stehen die rezenten, die als Bewohner des Landes, des Süßwassers und der Meerküstengewässer fast überall verbreitet sind, recht hoch. Vor allem nach der Fuß- und Gebißentwicklung kann man drei Unterordnungen trennen.

Die ***Fissipedia,*** die Land, seltener Süßwasser bewohnenden Raubtiere, haben spitze, schmale Krallen an ihren plantigraden bis digitigraden Füßen, auch sind einige *Carpalia* verschmolzen (Fig. 161). Im gestreckten *Humerus* findet sich nicht selten ein *Foramen entepicondylo-*

ideum, der Schädel aber ist durch eine knöcherne *Bulla* und ein hochentwickeltes Gehirn charakterisiert. Im Gebiß sind manchmal je ein Schneidezahn und die vorderen und hintersten Backenzähne in Rückbildung. Sehr bezeichnend ist endlich, daß, abgesehen von den omnivoren Formen, die breite, höckerige hintere Backenzähne haben, die mittleren die Hauptrolle spielen und zum Zerschneiden des Fleisches dienen, weshalb oben der vierte Prämolar, unten der ihm entgegenarbeitende erste Molar als große „Reißzähne" mit scharfen Längskanten entwickelt sind.

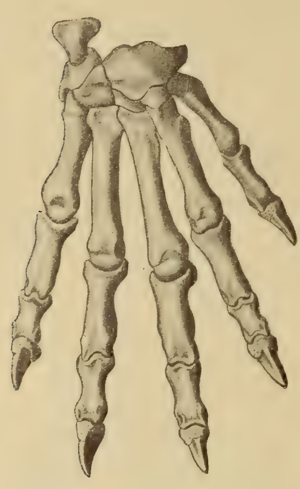


Fig. 161. †*Daphaenus felinus Scott* (O. *Carnivora fissipedia, Canidae*).

Oligocän, Nebraska (aus Hatcher 1902). Rechter Vorderfuß von vorn, $^1/_2$. Erste Zehe nicht sehr klein, obere *Carpalia* z. T. verschmolzen.

Sie sind außer auf ozeanischen und den australischen Inseln, sowie in der Antarktis gegenwärtig überall verbreitet. Vor allem nach der Gebiß-, Schädelbasis- und Bein-Ausbildung werden über ein halbes Dutzend Familien unterschieden. Davon finden sich die jetzt nur in wärmeren Gegenden der alten Welt lebenden Hyänen und die formenreichen Zibethkatzen, *Hyaenidae* und *Viverridae,* nicht nur im Diluvium und Pliocän Europas und Asiens, sondern primitivere *Viverridae* in Westeuropa bis in das Obereocän zurück. Die Hyänen zeichnen sich vor allem durch ihre kegelförmigen, dicken Prämolaren aus, die zusammen mit den sehr starken Reißzähnen zum Zerknacken von Knochen dienen; das unterpliocäne *Viverriden*-Genus †*Ictitherium* zeigt aber im wesentlichen die gleiche Gebißausbildung, war also wohl auch ein Aasfresser(Fig.162). Die gegenwärtig außer

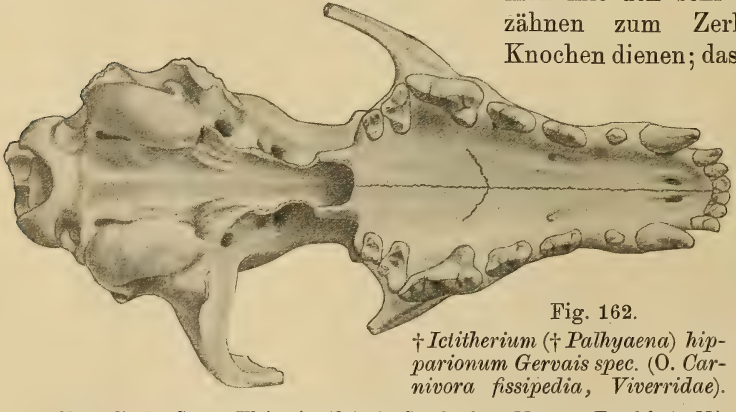


Fig. 162.
†*Ictitherium* (†*Palhyaena*) *hipparionum Gervais spec.* (O. *Carnivora fissipedia, Viverridae*).

Unterpliocän, Samos, Kleinasien (Orig. im Senckenberg-Museum, Frankfurt a.M.). Schädel von unten, $^1/_2$. Zahnformel 3. 1. 4. 2. Molaren schwach, Reißzahn und hintere Prämolaren stark.

in Madagaskar und in der australischen Region fast überall verbreiteten Katzen, *Felidae*, deren Gebiß mit der Formel $\frac{3.\,1.\,3-2.\;\;1.}{3.\,1.\,3-2.\,2-1.}$, mit meist kantigen Eckzähnen und scherenartig wirkenden Reißzähnen die äußerste Anpassung an Fleischnahrung zeigt, sowie die ziemlich ebenso verbreiteten Marder, *Mustelidae*, deren zweite Molaren in Rückbildung sind, und deren oberer erster Molar quer verbreitert ist, sind auch im Diluvium und Pliocän weit verbreitet. In Europa sowohl wie in Nordamerika finden sich aber fossile Genera bis in das Oligocän zurück, wo die *Mustelidae* im Gebiß schwer von primitiven *Viverridae* zu trennen sind. Schon im untersten Miocän finden sich unter ihnen nahe Verwandte der süßwasserbewohnenden Fischotter und im oberen auch der Dachse. Eine Untergruppe der *Felidae*, die

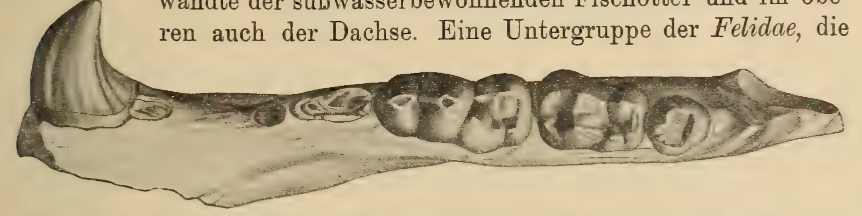


Fig. 163. †*Hyaenarctus punjabiensis Lydekker* (1884). (O. *Carnivora fissipedia, Ursidae*). Pliocän (Siwalik-Stufe), Punjab, nordwestliches Vorderindien. Rechter Unterkieferast ohne Hinterende von oben, $^1/_2$. Mit C, Wurzeln der kleinen P 2—4 und mit stumpfhöckerigen M 1—3.

säbelzähnigen Katzen, †*Machaerodontinae*, die sich durch ungewöhnlich große, kantige obere Eckzähne auszeichnen (Fig. 234, S. 308), ist übrigens im Diluvium Südamerikas, im Pliocän Asiens und Ägyptens und im Diluvium bis Oligocän Europas und Nordamerikas stärker vertreten als die echten *Felinae*.

Von den omnivoren, plantigraden Waschbären, *Procyonidae*, die jetzt auf Amerika und den Himalaya beschränkt sind, kennt man auch aus dem Pliocän Europas und schon aus dem Miocän Nordamerikas wenige fossile Vertreter (Fig. 16, S. 13). Die ihnen in vielem ähnlichen, aber sehr kurzschwänzigen Bären, *Ursidae*, welche gegenwärtig und bis in das Pliocän zurück in der alten Welt außer in Äthiopien und Madagaskar, sowie in Amerika verbreitet sind, und die schwache Prämolaren besitzen, haben sehr wenig bekannte Vorläufer im Obermiocän Europas (Fig. 163).

Die digitigraden Hunde, *Canidae*, endlich, die jetzt nur in Madagaskar fehlen, sind im Diluvium und z. T. auch schon im Pliocän weit verbreitet, abgesehen von miocänen Formen Belutschistans, im Miocän bis Obereocän aber nur aus Europa und Nordamerika bekannt und hier wohl in der Regel mit einem *Foramen entepicondyloideum* und nicht rückgebildeten ersten Zehen versehen (Fig. 160 und 161). Besonders im Miocän sind viele relativ plump gebaut und haben kleine Prämolaren

und breite Molaren, also etwas Bärenähnlichkeit (Fig. 233, S. 302), einige wenige im Pliocän und Obermiocän Nordamerikas und Mexikos jedoch ein Hyänen-ähnliches Gebiß.

Die meistens großen ***Pinnipedia,*** die gesellig an den Meeresküsten fast nur der kälteren bis gemäßigten Zonen, selten in großen Binnengewässern leben, unterscheiden sich von den *Fissipedia* wesentlich nur durch ihre Anpassung an Fischnahrung und Wasserleben.

Ihre Zahnformel ist nämlich $\frac{3-2.\ 1.\ 4.\ 2-1.}{3-1.\ 1.\ 4.\ 2-1.}$, d. h. ihre Schneidezähne und Molaren sind, ebenso wie auch das Milchgebiß in Rückbildung, und dazu sind alle Backenzähne, die hauptsächlich zum Festhalten der glatten Beute dienen, in der Regel gleichartig trikonodont oder konisch (Fig. 164). Die Beine aber sind als Ruderflossen ausgebildet, *Humerus* und *Femur* sind kurz, die fünf, durch eine Schwimmhaut verbundenen Zehen lang und die hinteren Beine gewöhnlich nach rückwärts gerichtet, weil sie zusammen wie eine Schwanzflosse funktionieren, während der Schwanz selbst ganz unbedeutend ist.

Fig. 164. *Phoca groenlandica Fabr.* (O. *Carnivora pinnipedia, Phocidae*). Rezent, nordatlantischer Ozean (aus Blainville 1864). Linker Unterkieferast von außen, $^1/_2$. Mit 2 J, C und 5 isolierten Backenzähnen.

Von den drei Familien kennt man auffällig seltene fossile Vertreter fast nur aus Europa, Nordamerika und Argentinien bis in das Miocän zurück und auch da nur in unvollständigen Resten, die kaum Bemerkenswertes gegenüber den rezenten zeigen. Erwähnenswert ist nur, daß die Walrosse, *Trichechidae,* die sich durch ständig wachsende obere Eckzähne vor allen *Carnivora* auszeichnen, und die jetzt nur in nördlichen Meeren leben, im Diluvium an den Küsten Mitteleuropas und der östlichen Vereinigten Staaten von Nordamerika verbreitet waren.

Die Urraubtiere, †***Creodontia,*** sind im ganzen Alttertiär Europas und Nordamerikas häufig. Ihr Gebiß besitzt häufig die primitive Formel $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3.}{3.\ 1.\ 4.\ 3.}$, nur manchmal fehlt je einer der Schneidezähne, Prämolaren oder Molaren. Letztere sind oft trituberkulär, als Reißzähne aber sind nur selten der vierte obere Prämolar und untere erste Molar ausgebildet, sondern dahinter liegende Molaren, oder sie fehlen ganz (Fig. 165).

Der primitive und meistens gestreckte Schädel hat fast nie verknöcherte *Bullae* und birgt nur ein kleines Hirn, der *Humerus* besitzt in der Regel ein *Foramen entepicondyloideum,* die plantigraden bis digitigraden Füße sind gewöhnlich fünfzehig und ihre Krallen sehr

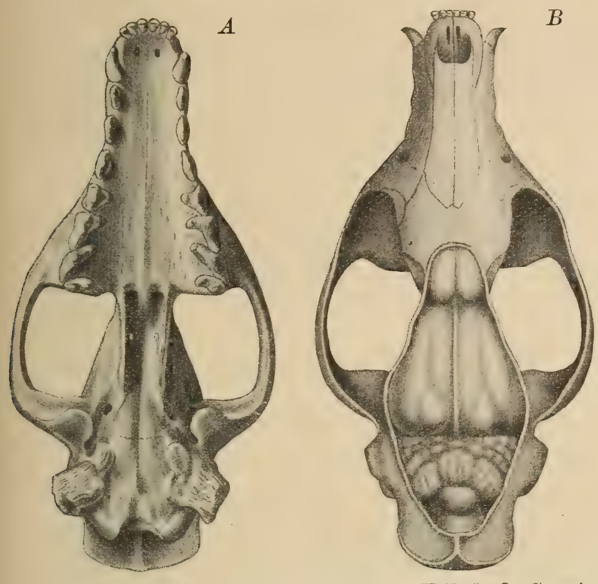


Fig. 165. †*Cynohyaenodon Cayluxi Filhol* (O. *Carnivora*, U. O. †*Creodontia*, †*Proviverridae*).

Obereocän (Quercy-Phosphorite), Südwestfrankreich. *A* Schädel von unten, 2/3 (wenig abgeändert aus Filhol 1877). *B* von oben, 2/3 (aus Gaudry 1878). Zahnformel 3. 1. 4. 3. M 2 als Reißzahn entwickelt, keine verknöcherten *Bullae*. Hirnschädel relativ klein, infolge Entfernung seines Daches Steinkern der großen Riechhirnhöhle, der relativ kleinen und kaum gefurchten Großhirnhöhle und der stark gefurchten Kleinhirn- und verlängerten Markhöhle sichtbar.

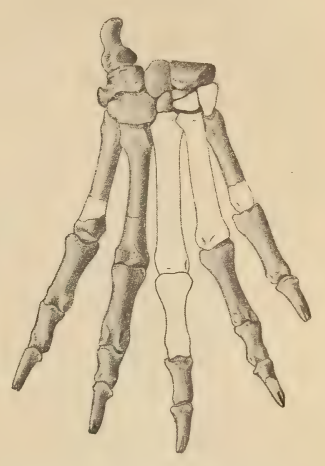


Fig. 166. †*Sinopa Grangeri Matthew* (1906). (O. *Carnivora*, U. O. †*Creodontia*, †*Proviverridae*).

Mitteleocän (Bridger-Schichten), Wyoming. Rechter Vorderfuß ergänzt von vorn, 2/3. Die oberen und das zentrale *Carpale* sind unverschmolzen, die Klauen gespalten. (Die mittleren *Carpalia* sind nicht ganz richtig umgrenzt.)

oft am Ende gespalten, stumpf und nicht schmal; endlich kommen Verwachsungen im *Carpus* nur sehr selten vor (Fig. 166).

Die Urraubtiere, die mehrfach Bärengröße erreichen, waren Land-, einige auch Süßwasserbewohner. Manche waren offenbar in der Lebensweise Bären ähnlich, andere aber gute Läufer und ausgesprochene Fleischfresser. Vor allem nach dem Gebiß kann man etwa ein halbes Dutzend Familien unterscheiden. Die meisten, z. B. die auch im Oligocän Ägyptens häufigen †*Hyaenodontidae*, die gewöhnlich wie Hyänen Aasfresser gewesen sein dürften, haben oben und unten Molaren als Reißzähne ausgebildet. Einige kleine Familien unterscheiden sich aber von primitiven Hunden, Bären und Zibethkatzen fast nur durch primitive Merkmale, ja ein Teil der Urraubtiere ist so wenig spezialisiert, daß er von

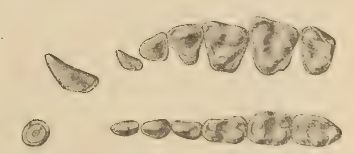


Fig. 167. †*Tricentes subtrigonus Cope* (O. *Carnivora*, U. O. †*Creodontia*, †*Oxyclaenidae*).

Paleocän (Puerco-Stufe), Neumexiko (aus Matthew 1897). Linke obere und untere Backenzahnreihe P 2—4, M 1—3 Kronenansicht, 1/1. Ohne Reißzähne.

primitivsten Huftieren, Primaten, Insektenfressern und den *Polyprotodontia* nur wenig verschieden ist (Fig. 167). Manche trituberkuläre Backenzähne der obersten Kreide von Nordamerika könnten deshalb dazu gehören.

6. Ordnung: Cetacea.

Die Wale sind infolge ihrer Anpassung an das Schwimmen in vielem Fischen und Meersauriern ähnlich, in ihrem anatomischen Bau aber *Monodelphia.* Die fast nackten Tiere bewegen sich durch eine horizontale Schwanzflosse fort, wobei ihnen oft eine ebenfalls nur häutige Rückenflosse als Kiel dient.

Ihr Skelett besteht aus meist locker gebauten Knochen, deren Epiphysen spät verwachsen. Der Hirnschädel ist bei den rezenten kurz und hoch. Er enthält ein breites und kurzes, hoch entwickeltes Hirn, das des Riechhirnes fast entbehrt (Fig. 230, S. 283), die Augen- und Schläfenhöhlen sind meistens klein und nur unvollkommen getrennt, die Schnauze ist häufig stark verlängert, und die äußere Mündung der Nasengänge, die bei den Zahn- und Bartenwalen keine Riechmuscheln enthalten, liegt infolge der Kürze der *Nasalia* stets hinter dem Schnauzenende, die innere aber infolge der Verlängerung des knöchernen Gaumens durch die *Pterygoidea* weit hinten. *Supraoccipitale, Maxillae* und *Praemaxillae* sind stets sehr groß, *Nasalia* und *Parietalia* aber klein und die sehr festen Gehörknochen, vor allem die *Bullae,* allermeist nur locker am Schädel befestigt.

Der Unterkiefer ist nieder mit schwachem Kronfortsatz und mit tief gelegenem, knopfförmigen Gelenk, was, wie die Schwäche der *Iugalia,* mit der geringen Stärke der Kaumuskeln zusammenhängt. Die Nahrung besteht nämlich fast nur aus Fischen, Cephalopoden und Krebsen, die bloß gefangen und festgehalten, aber nicht zerkleinert zu werden brauchen, deshalb ist das Gebiß in Rückbildung bis zu völligem Schwund.

Die Halswirbel sind kurz und oft verschmolzen, die Bogengelenke der weiteren Wirbel größtenteils rückgebildet, der Brustkorb ist weit und ausdehnungsfähig, der Schwanz lang, und ein Kreuzbeinwirbel ist infolge fast völliger Rückbildung des Beckens, sowie der Hintergliedmaßen nur bei den Urwalen vorhanden. Die als Steuerflossen dienenden Vordergliedmaßen besitzen keine *Claviculae* und außer bei den Urwalen nur ein einziges bewegliches Gelenk zwischen dem fächerförmigen Schulterblatt und dem kurzen *Humerus.* Die Ruderfläche des seitlich platten Unterarmes und der krallenlosen, fast stets fünffingerigen Hand ist aber oft durch Vermehrung der Zahl der Fingerglieder verlängert.

Vor allem nach der Kiefer- und Schädelausbildung kann man drei

Unterordnungen trennen. Der sehr große Schädel der Bartenwale, ***Mysticeti,*** hat kurze, aber gestreckte *Nasalia* über den weit hinten liegenden Nasenlöchern und rückgebildete Nasenmuscheln. Statt der nur embryonal vorhandenen Zähne ist das außerordentlich weite Maul mit großen, hornigen Barten der Oberkiefer zum Fang planktonischer Tiere ausgestattet, deshalb sind die zylindrischen Unterkieferäste weit ausgebogen und in der Symphyse nicht vereinigt. Von den fast nur einköpfigen Rippen steht lediglich das erste Paar mit der einfachen Brustbeinplatte in Verbindung, die Brustflossen endlich sind lang.

Fossile Angehörige ihrer zwei Familien, die jetzt vor allem in kälteren Meeren leben, fand man in Europa bis in das Miocän zurück, seltener auch in dem östlichen Nordamerika und in Argentinien. Sie sind im Gegensatz zu den bis über 25 m langen lebenden Formen nur einige m lang, aber in nichts wesentlichem verschieden (Fig. 168).

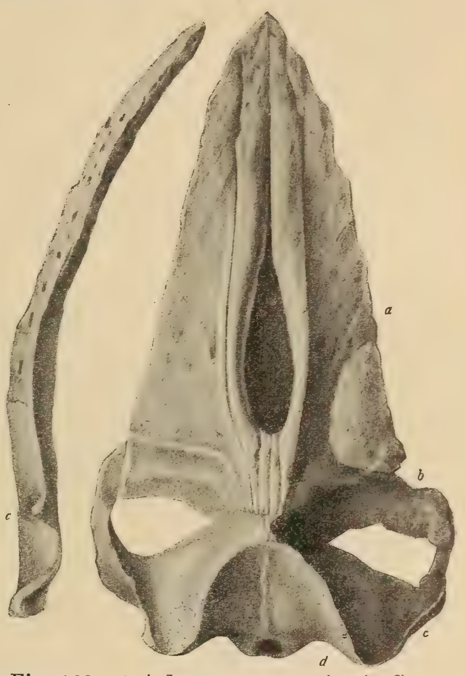


Fig. 168. †*Aulocetus sammariensis Capellini* (1901). (O. *Cetacea*, U. O. *Mysticeti, Balaenopteridae*).

Mittelmiocän, San Marino, Italien. Schädel und linker Unterkieferast von oben, 1/15. *a* lange *Maxilla*, rechts noch Gestein darauf, dazwischen sehr lange *Praemaxillae*, die Nasenöffnung und die kleinen gestreckten *Nasalia* umfassend, *b Frontale*, *c Squamosum* mit starkem Jochbeinfortsatz, *d* großes *Supraoccipitale*, *e* sehr schwacher Kronfortsatz des Unterkiefers.

Die viel formenreicheren Zahnwale, ***Denticeti,*** sind im Besitze einiger Paare zweiköpfiger Rippen, mehrerer Brustbeinteile und in dem Unterkiefer, der einen sehr weiten Zahnkanal und eine feste, meistens lange Symphyse hat, nicht so spezialisiert wie jene. Auch ist ein Fanggebiß, allerdings in allen Stadien der Rückbildung bis auf ein Paar Zähne und ohne Zahnwechsel, stets vorhanden. Meistens sind zahlreiche, bis zu 65 gleichartige und durch Lücken getrennte einwurzelige Kegelzähne im Unterkiefer, sehr oft auch im Oberkiefer, nur selten auch drei im Zwischenkiefer vorhanden. Dabei fehlt bei den rezenten Formen öfters der Schmelz, dafür ist an der großen Wurzel Cement nicht selten stärker entwickelt.

Der Schädel ist hochspezialisiert und öfters deutlich unsymmetrisch. Die äußere Nasenöffnung ist unter Verkümmerung der Muscheln und der *Nasalia* fast stets bis vor den Scheitel zurückgerückt, die *Parietalia* sind seitlich gedrängt und die Hinterenden der *Maxillae* und *Praemaxillae* über die breiten *Frontalia* bis dicht zum Vorderende des sehr großen *Supraoccipitale* geschoben (Fig. 230, S. 283).

Die 1,5 bis über 17 m langen Zahnwale leben jetzt in allen Meeren, sehr wenige in tropischen Strömen. Angehörige ihrer etwa ein halb Dutzend Familien, die nach der Gebiß-, Schädel- und Rippenausbildung unterschieden werden, finden sich bis in das Jungtertiär zurück in Europa, Ägypten, dem östlichen Nordamerika und Patagonien. Die nie sehr großen miocänen unterscheiden sich vor allem durch eine weniger rückgebildete Bezahnung. Dabei sind Verwandte der sehr langschnauzigen Flußdelphine Südamerikas, der *Iniidae,* die normal gebaute, zahlreiche und gleichartige Kegelzähne im Ober- und Unterkiefer, unverwachsene Halswirbel und einen symmetrischen Schädel haben, auch in marinen Schichten jener Gebiete häufig.

Neben ihnen finden sich die ebenfalls meist langschnauzigen †*Squalodontidae* sehr verbreitet. Sie unterscheiden sich von ihnen hauptsächlich durch ihr deutlich heterodontes Gebiß, da hinter den einfach kegelförmigen Schneide-, Eck- und vordersten Backenzähnen zahlreiche zwei-, selten auch dreiwurzelige folgen, die seitlich platte, hinten und öfters auch vorn gezackte Kronen ähnlich wie die *Phocidae* haben (Fig. 169). Dürftige Reste von ihnen kennt man auch

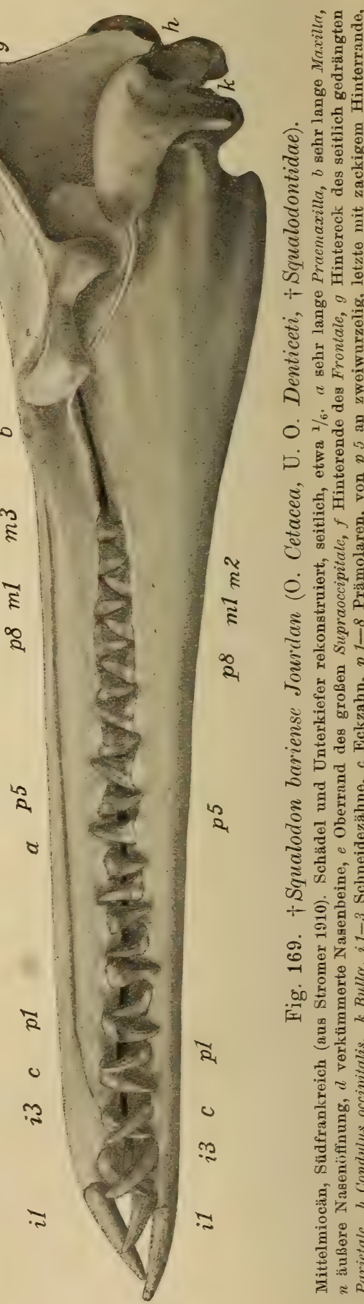


Fig. 169. †*Squalodon bariense Jourdan* (O. *Cetacea,* U. O. *Denticeti,* †*Squalodontidae*). Mittelmiocän, Südfrankreich (aus Stromer 1910). Schädel und Unterkiefer rekonstruiert, seitlich, etwa 1/6. *a* sehr lange *Maxilla, b* sehr lange *Praemaxilla, n* äußere Nasenöffnung, *d* verkümmerte Nasenbeine, *e* Oberrand des großen *Supraoccipitale, f* Hinterende des *Frontale, g* Hintereck des seitlich gedrängten *Parietale, h Condylus occipitalis, k Bulla, i1—3* Schneidezähne, *c* Eckzahn, *p1—8* Prämolaren, von *p5* an zweiwurzelig, letzte mit zackigem Hinterrande, *m1—3* Molaren, zweiwurzelig, seitlich platt und am Hinterrande zackig.

aus dem Miocän Neuseelands, der Antarktis und aus dem Oligocän Westfalens und Südkarolinas.

Die wenigen Urwale, †***Archaeoceti,*** sind nur in einer Familie aus dem marinen Obereocän des südöstlichen Nordamerika, Englands und Ägyptens und in einer unvollständig bekannten Familie aus dem marinen Mitteleocän bei Kairo bekannt. Ihr sehr gestreckter Schädel ist primitiv ohne Asymmetrie und Knochenüberschiebungen mit sehr kleinem Hirn und sehr weiten Schläfengruben (Fig. 13, S. 10). Doch ist seine Schnauze, ebenso wie die nicht feste Unterkiefersymphyse, verlängert, die gestreckten Nasenbeine reichen nicht bis vorn, und die *Iugalia, Pterygoidea, Bullae* und der

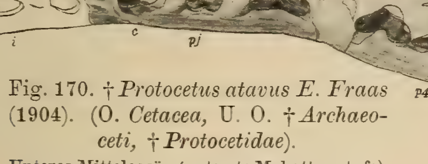


Fig. 170. †*Protocetus atavus E. Fraas* (1904). (O. *Cetacea,* U. O. †*Archaeoceti,* †*Protocetidae*).
Unteres Mitteleocän (unterste Mokattamstufe), Kairo, Ägypten. Schädel schräg von unten, $^1/_{4,5}$. *i* Drei Schneidezähne und *Praemaxilla*-Ende ergänzt, *c* Eckzahn, *p 1—4* zweiwurzelige Prämolaren, letzte groß, *m 1—3* drei- und zweiwurzelige Molaren, letzte schwach, *n* innere Nasenöffnung weit hinten, *g* große *Bulla*, *h* rückragender Gelenkhöcker, *j* ergänztes *Iugale.*

Unterkiefer gleichen im wesentlichen denen der Zahnwale. Sehr primitiv ist auch die Zahnformel $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3-2.}{3.\ 1.\ 4.\ \ \ 3.}$, auch findet ein normaler später Zahnwechsel statt. Die Zähne gleichen bei den obereocänen zwar ganz denjenigen der †*Squalodontidae,* bei dem ältesten und kleinsten Genus †*Protocetus* aber sind die hinteren kegelförmig mit einem hinteren und der Andeutung eines inneren Nebenhöckers (Fig. 170), und stets sind die hintersten Prämolaren am stärksten, die hintersten Molaren aber in Rückbildung, was an Raubtiere und Robben (Fig. 164, S. 182) erinnert. †*Protocetus* hat auch eine raubtierähnliche Wirbelsäule mit normalen Bogengelenken und einem Sacralwirbel; bei den anderen Formen aber, die bis über 10 m lang wurden, sind in der Regel von der hinteren Brustregion an die Wirbel nicht mit Bogengelenken verbunden und sehr oft auffällig vergrößert. Die noch unbekannten Hintergliedmaßen waren wohl stark rückgebildet. Die Rippen sind vorn stets zweiköpfig, das Brustbein besteht aus mehreren Teilen, und in den Vordergliedmaßen ist ein beweg-

liches Ellbogen- und Handgelenk nachgewiesen, endlich bei einer nordamerikanischen Art Reste eines dorsalen Hautknochenpanzers (Fig. 13, S. 10 und Fig. 171).

7. Ordnung: Primates.

Die Primaten haben stets hinten knöchern umgrenzte Augenhöhlen, ihr Gesichtsteil ist oft verkürzt, während das Großhirn zu höchster Ausbildung neigt. Häufig sind sie aber im Schädel und gewöhnlich im Gebiß und Skelett nicht spezialisiert, nur haben sie öfters mehr als drei Sacralwirbel. Da sie in der Regel Frucht- und Blattfresser oder omnivor sind, hat ihr Gebiß meistens die Formel $\frac{2.\,1.\,3-2.\,3-2.}{2.\,1.\,3-2.\,3-2.}$ und nur niedrige Zähne, gewöhnlich vierhöckerige Molaren, manchmal mit schwacher Querjochbildung und einfachere Prämolaren bei einfacher Kieferbewegung.

Die plantigraden Gliedmaßen der gewöhnlich baumbewohnenden Tiere zeigen fast keine Verschmelzungen und Rückbildungen, und ihre ersten Zehen, die allein manchmal rudimentär sind, sind im Gegensatz zu denen der *Insectivora* und †*Creodontia*, die ihren primitiveren Vertretern in vielem sehr ähnlich sind, fast immer opponierbar. Endlich sind meistens platte Nägel, weniger Krallen vorhanden.

Die gegenwärtig allgemein verbreitete Gruppe kann man in die tief stehenden *Prosimiae* und die besonders im Hirn und in den Geschlechtsorganen viel höher organisierten *Simiae* trennen.

Die Halbaffen, ***Prosimiae,*** erweisen sich auch insofern als niedere Primaten, als ihre Augenhöhlen fast ausnahmslos hinten nur durch je eine Knochenspange begrenzt sind, daß ihre Unterkiefersymphyse selten verknöchert, und daß sie beinahe immer ein *Foramen entepicondyloideum* und fünf Zehen haben, wovon die ersten stets opponierbar sind und nur die zweite hintere oder seltener alle Krallen tragen.

Fig. 171. †*Zeuglodon Osiris Dames* (O. *Cetacea,* U. O. †*Archaeoceti,* †*Zeuglodontidae*). Obereocän (Kasr es Sagha-Stufe), Fajum, Ägypten (aus Stromer 1910). Skelettrekonstruktion seitlich, $^{1}/_{16}$. Beckenrudiment und untere Schwanzknochen ergänzt, ohne Schwanzende.

Ihre oberen Molaren sind öfters trituberkulär, und charakteristisch ist, daß im Unterkiefer der meisten der vorderste Prämolar wie ein kleiner Eckzahn gestaltet ist, während dieser wie die Schneidezähne nach vorn gerichtet ist. Auch liegt das *Foramen lacrymale,* der Eingang in

den knöchernen Tränenkanal, in der Regel vor dem Rande der Augenhöhle, endlich sind öfters die oberen Fußwurzelknochen ungewöhnlich gestreckt.

Einige der kleinen und fast nie kurzschnauzigen Halbaffen bewohnen die Wälder des tropischen Afrika und Südasien, die große Mehrzahl aber Madagaskar. Dort schließen sich ihnen im Quartär eine Anzahl fossiler Verwandter an, wovon mehrere durch ihre Größe, z. B. †*Megaladapis* mit einem bis 30 cm langem Schädel, andere auch durch affenartige Merkmale, so durch normale Schneide- und Eckzähne und ein in der Augenhöhle gelegenes *Foramen lacrymale*, z. B. †*Archaeolemur*, sich auszeichnen.



Fig. 172. †*Necrolemur antiquus Filhol* (O. *Primates*, U. O. *Prosimiae*, †*Anaptomorphidae*).

Obereocän (Quercy-Phosphorite), Département Tarn-et-Garonne, Südwestfrankreich (aus P. Gervais 1874). Schädel und Unterkiefer seitlich, $^{1}/_{1}$. Die oberen und unteren Schneidezähne und der untere Eckzahn fehlen, Schädel hinten unvollständig.

Abgesehen von der madagassischen *Chiromys*, die durch eine völlig nagetierartige Spezialisierung des Gebisses bemerkenswert ist, steht der indonesische *Tarsius* abseits von den typischen *Lemuridae*, vor allem im Besitz sehr primitiver Molaren und normaler Schneide- und Eckzähne. Im Obereocän Westeuropas und im Eocän Nordamerikas fand man nun unvollständige Reste kleiner Primaten, die gleichfalls letztere Merkmale zeigen. Davon schließen sich die †*Anaptomorphidae* an *Tarsius* an (Fig. 172). Sie haben das *Foramen lacrymale* vor der Augenhöhle, und im Obereocän fand man auch gestreckte Fußwurzelknochen.

Die †*Adapidae* besitzen aber vier statt nur drei Prämolaren, vier- bis fünfhöckerige Molaren, das *Foramen lacrymale* in der Augenhöhle (Fig. 133, S. 151) und in den Gliedmaßen anscheinend keine Spezialisierungen. Manche im Gebiß sehr ähnliche Formen des Eocäns und Paleocäns, die früher diesen alttertiären Halbaffen angereiht wurden, gehören jedoch wohl eher zu den *Insectivora* (S. 177).

Bei den ***Simiae*** überdeckt das hochentwickelte Großhirn alle übrigen Hirnteile, von welchen das Riechhirn sehr schwach ist, die Augenhöhlen, in welchen das *Foramen lacrymale* liegt, sind nach vorn gerichtet und hinten durch eine knöcherne Wand abgegrenzt, die Riechmuscheln sind schwach, der Gesichtsschädel ist häufig sehr kurz und die Unterkiefersymphyse stets verknöchert. Im Gebiß sind je zwei Schneidezähne, konische, bei den Männchen meistens größere Eckzähne, je drei bis zwei gewöhnlich zweihöckerige Prämolaren und drei bis zwei Molaren vorhanden.

Ein *Foramen entepicondyloideum* findet sich fast nur bei den süd-

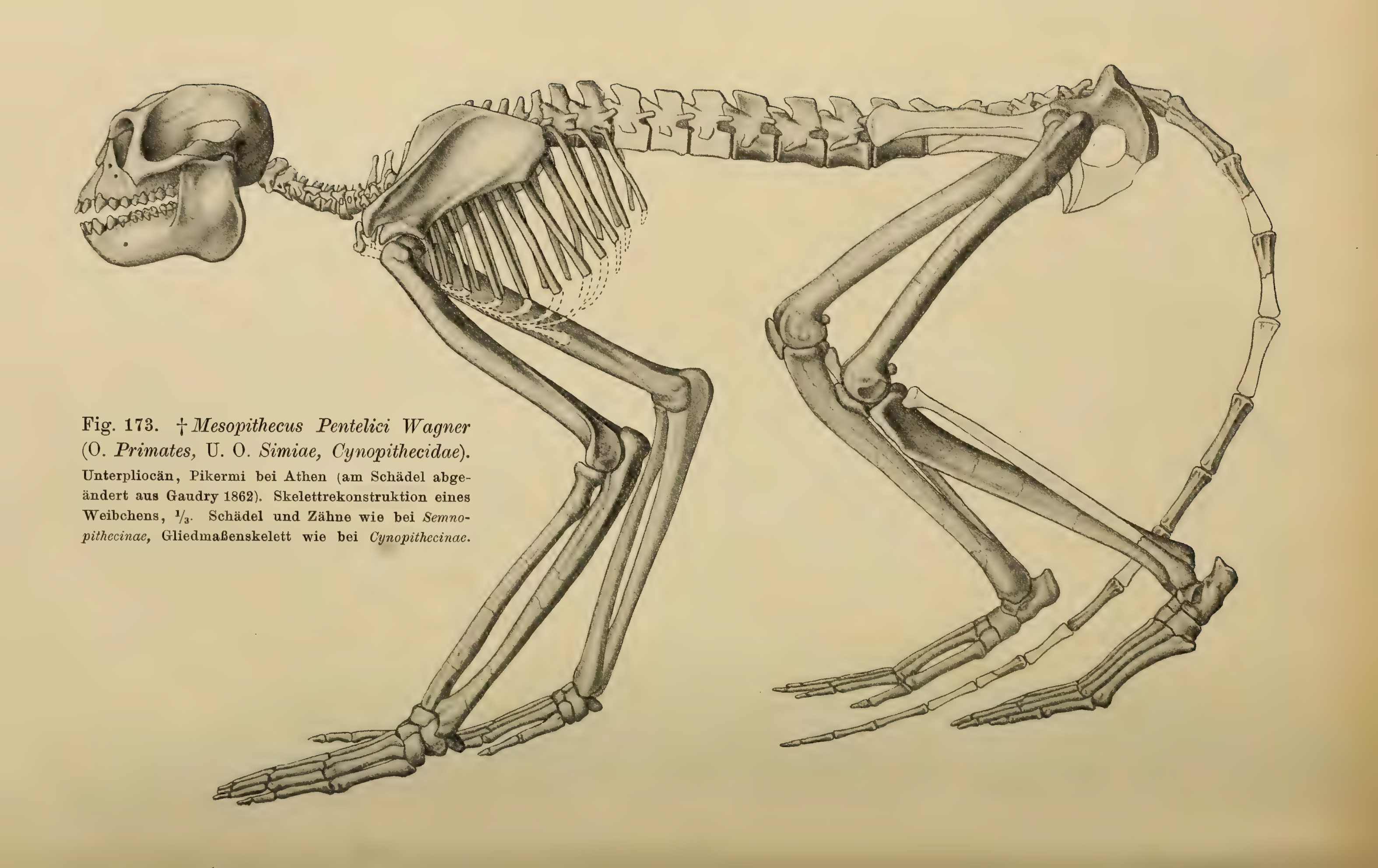


Fig. 173. † *Mesopithecus Pentelici Wagner* (O. *Primates,* U. O. *Simiae, Cynopithecidae*). **Unterpliocän, Pikermi bei Athen (am Schädel abgeändert aus Gaudry 1862). Skelettrekonstruktion eines Weibchens, $^1/_3$. Schädel und Zähne wie bei** *Semnopithecinae,* **Gliedmaßenskelett wie bei** *Cynopithecinae.*

amerikanischen Affen, und bloß bei einigen von diesen kommen Krallen vor, sonst ausschließlich Nägel; endlich ist die erste Vorderzehe oft, die hintere nie in Rückbildung.

Von den kleinen *Platyrhinae*, zwei Familien in den Urwäldern Süd- und Zentralamerikas, welche alle je drei Prämolaren, eine *Bulla*, aber keinen knöchernen Gehörgang haben, finden sich Reste im Quartär brasilianischer Höhlen und dürftige auch im Obermiocän Patagoniens. Vielleicht reiht sich hier noch ein Unterkiefer (†*Parapithecus*) aus dem Oligocän Ägyptens an, bei dem aber nur ein Schneidezahn und keine verknöcherte Symphyse vorhanden sein soll.

Die z. T. stattlichen übrigen *Simiae* (*Catarhinae*) haben alle die Zahnformel $\frac{2.1.2.3.}{2.1.2.3.}$, vier- bis fünfhöckerige Molaren, einen knöchernen äußeren Gehörgang, aber keine *Bulla*, nur Nägel und häufig einen sehr rückgebildeten Schwanz. Die formenreichen Hundsaffen, *Cynopithecidae*, deren Molaren opponierte Höcker besitzen, leben jetzt auf Bäumen, seltener auf Felsen, in Asien außer im Norden und Westen, sowie in Afrika und in Gibraltar. Sie sind in dürftigen Resten aus dem Diluvium Südasiens, Algiers und Westeuropas bekannt und in etwas reichlicheren von z. T. ausgestorbenen Gattungen aus dem Pliocän der Südhälfte Europas (Fig. 173), auch Ägyptens, Persiens und Vorderindiens, die ältesten aus dem Obermiocän Toskanas.



Fig. 174.
†*Pliopithecus antiquus Blainv.* (1839). (O. *Primates*, U. O. *Simiae*, *Hylobatidae*.)
Unteres Obermiocän, Sansan, Département Gers. Unterkiefer ohne Hinterende, von oben, $^3/_4$, mit 2. 1. 2. 3. Zähnen.

Die wenigen Gibbons, *Hylobatidae*, und größeren Menschenaffen, *Simiidae*, deren Molarhöcker alternieren, und die sich durch die Länge ihrer Arme, die Breite des Brustkorbes und Brustbeines, den Besitz von vier bis sechs Sacralwirbeln und bloß drei bis fünf Schwanzwirbeln auszeichnen, leben gegenwärtig nur in den Urwäldern des tropischen Afrika und Südasien. Nahe Verwandte sind in sehr unvollständigen Resten nicht nur im Pliocän Vorderindiens, sondern auch Westdeutschlands, im Ober- und Mittelmiocän Mittel- und Westeuropas und sehr wahrscheinlich schon im Oligocän Ägyptens vertreten (Fig. 174). Die meisten Kieferreste sind dem südasiatischen Gibbon, *Hylobates*, ähnlich, der in manchen primitiven Merkmalen von den größeren Menschenaffen abweicht.

Die überall verbreiteten *Hominidae* endlich unterscheiden sich von den vorigen vor allem durch ihren aufrechten Gang, womit wohl die

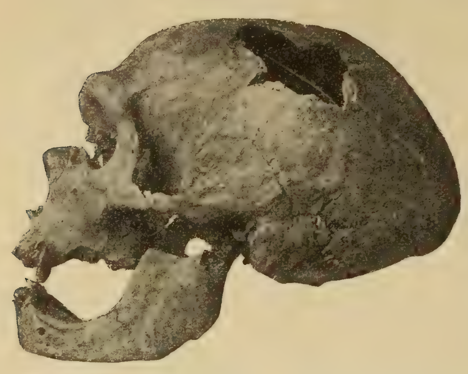


Fig. 175. *Homo †primigenius Schwalbe* (O. *Primates*, U. O. *Simiae*, *Hominidae*). Mittleres Diluvium, Höhle la Chapelle aux Saints, Département Correge, Mittelfrankreich (aus Boule 1911). Schädel und Unterkiefer eines alten Mannes seitlich, 1/4. Nasenbeine und meiste Zähne fehlen.

Größe und der Mangel der Opponierbarkeit der ersten Zehe, sowie die vorzügliche Ausbildung ihrer Greifhände an den relativ kurzen Armen zusammenhängt, durch ihr stärker entwickeltes Großhirn und die damit verbundene Größe und Wölbung des Hirnschädels, durch das schwächere Gebiß, in dem die Eckzähne nicht vorragen, also dafür keine Zahnlücken bestehen, durch den damit wohl zusammenhängenden Mangel von Schädelkämmen und die Kürze des Gesichtsteiles und endlich durch ihr Sprachvermögen, womit die Breite des Zungenraumes und die Steilheit der Symphyse in Verbindung steht.

Mehrfach sind im jüngeren, aber auch im älteren Quartär Europas Reste von *Homo sapiens* gefunden worden, im mittleren und älteren Diluvium West- und Mitteleuropas, aber auch solche einer primitiveren Menschenart (*Homo †primigenius*). Sie unterscheidet sich vor allem durch das Zusammenvorkommen von Merkmalen, die alle noch heute vereinzelt, besonders bei Australiern sich vorfinden, hauptsächlich durch eine geringe Schädelwölbung, starke knöcherne Augenbrauenwülste und den Mangel eines Kinnvorsprunges an dem sehr massiven Unterkiefer (Fig. 175 und 176).



Fig. 176. *Homo †primigenius Schwalbe* (O. *Primates*, U. O. *Simiae*, *Hominidae*). Älteres Diluvium, Mauer bei Heidelberg in Baden (aus Schoetensack 1908), ältester Menschenunterkiefer v. ob., etwa 2/5.

Im wohl ältesten Diluvium aber fand man bisher nur bei Trinil auf Java ein menschenähnliches *Femur*, einen oberen Molar und ein Schädeldach, das in seiner Form zwischen dem des Gibbon und jenem des primitiven Menschen vermittelt (*†Pithecanthropus erectus*, Fig. 216, S. 236).

Der intelligente Mensch kann aber auch durch Produkte seiner tech-

nischen und künstlerischen Tätigkeit seine Anwesenheit bezeugen. Wie heute noch primitive Völker entlegener Gegenden zeichneten die Jäger der jüngsten Diluvialzeit in Südwesteuropa ihre Jagdtiere, Mammute (Fig. 212, S. 225), Wildpferde, Rentiere, Wisente usw. an Höhlenfelswände und fertigten aus Holz, Knochen und Feuersteinen Werkzeuge. Nach der Art ihrer Technik kann man bei diesen Kulturabschnitte unterscheiden, die mehr oder minder lokale Altersbestimmungen erlauben. Die fast unverwüstlichen Feuersteinwerkzeuge werden oft in Mengen gefunden und paläolithische, d. h. zubehauene, aber nicht polierte sind im Diluvium, besonders Europas, nicht selten.

Der auf niederster Kulturstufe stehende Mensch soll aber Feuersteine noch nicht zum Gebrauch eigens zugearbeitet, sondern nur handliche Naturobjekte benutzt haben. Diese Eolithe, die an Ecken und Kanten Abnutzungsspuren zeigen, sind jedoch von Steinen, die nur durch Naturkräfte abgestoßen sind, kaum sicher zu unterscheiden, ihr im Diluvium, aber auch schon im Alttertiär Europas bezeugtes Vorkommen genügt für sich allein deshalb nicht zum Nachweis für das einstige Vorhandensein von *Hominiden.*

Ungulata.

Alle noch zu besprechenden Säugetiere lassen sich als Huftiere im weitesten Sinne zusammenfassen. Es gehören dazu sehr primitive bis zu den höchst spezialisierten *Monodelphia,* Tiere von Rattengröße bis zu den gewaltigsten Landbewohnern, aber auch die dem Leben im Wasser völlig angepaßten Seekühe (*Sirenia*).

Alle sind omnivor oder herbivor, ihre mittleren und hinteren Backenzähne sind dementsprechend wohl entwickelt, sowie oft und ursprünglich mit niederen Höckern versehen, die häufig halbmondförmig oder durch Joche verbunden und bei den höchststehenden hochkronig werden. Die Prämolaren neigen oft dazu, molarartig zu werden, die vordersten Prämolaren, die Schneide- und Eckzähne werden aber nicht selten rückgebildet, einzelne Schneidezähne oder die Eckzähne auch manchmal zu ständig wachsenden Hauern oder Stoßzähnen vergrößert, und es bilden sich in der vorderen Kieferregion häufig weite Diastemata.

Die Gelenke der in der Symphyse fest verbundenen Unterkieferäste liegen stets hoch über der Zahnreihe und sind in der Regel quer oval, die Kaubewegung ist meistens quer. Der Schädel, welcher bei den spezialisierten Formen häufig oben Verdickungen oder auch Fortsätze besitzt, enthält in der Regel wohl entwickelte Riechmuscheln, manchmal aber, speziell bei Rüsselträgern, sind sie ebenso wie die Nasenbeine stark rückgebildet (Fig. 177).

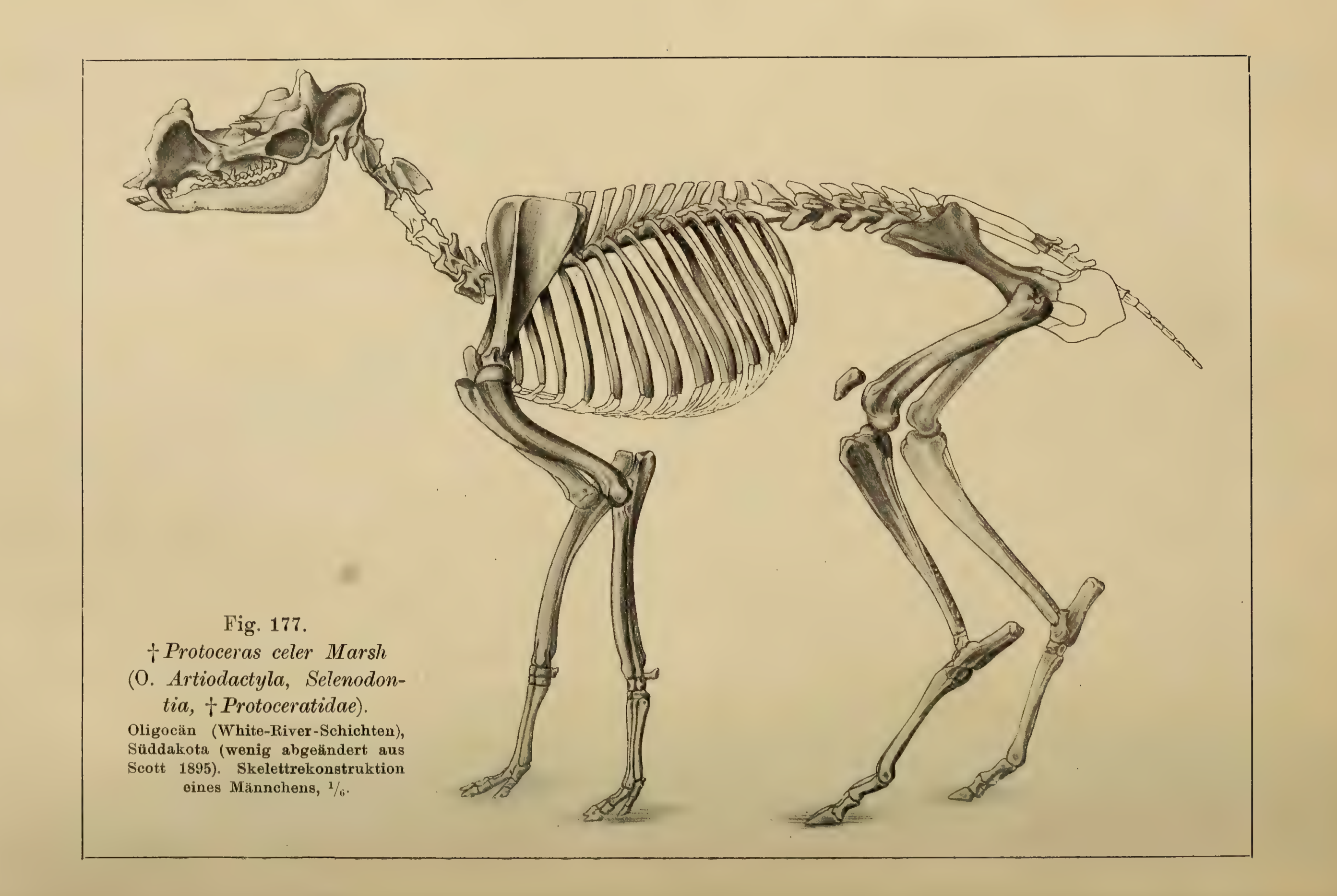


Fig. 177.
† *Protoceras celer Marsh*
(O. *Artiodactyla*, *Selenodontia*, † *Protoceratidae*).
Oligocän (White-River-Schichten), Süddakota (wenig abgeändert aus Scott 1895). Skelettrekonstruktion eines Männchens, $^1/_6$.

Die Halswirbel sind sehr kurz bis sehr lang, das Kreuzbein umfaßt in der Regel mehr als drei Wirbel, der Schwanz ist oft recht kurz. Den meistens gut laufenden Tieren fehlen, außer den †*Typotheria*, *Claviculae*, fast stets auch das *Foramen entepicondyloideum*; der Schaft der *Ulna* und *Fibula* und die seitlichen Zehen neigen häufig zur Rückbildung (zu Afterzehen), die Fußwurzelknochen zu Verschiebungen und zuletzt zur teilweisen Verschmelzung, die Metapodien aber werden dabei gestreckt. Finden bei diesen Spezialisierungen, in welchen die Hinterbeine den vorderen voranzugehen pflegen, keine Änderungen der ursprünglichen Lagerungen der Fußwurzelknochen und Metapodien statt, so spricht man von inadaptiver Reduktion (Fig. 181, S. 198) im Gegensatz zu adaptiver (Fig. 184, S. 200). Bei den meisten Huftieren alternieren die oberen und unteren Fußwurzelknochen, bei der sogenannten serialen Anordnung liegen sie aber direkt unter einander (Fig. 196, S. 209). Gewöhnlich sind an den Endgliedern Hufe vorhanden, die dann meistens allein den Boden berühren (Unguligradie). Es kommen aber auch, z. B. bei den *Hyracoidea*, nagelartige Gebilde vor, ausnahmsweise sogar Krallen (Fig. 218, S. 238), und viele Huftiere sind plantigrad bis digitigrad.

Vor allem nach der Ausbildung der Beine, aber auch nach der des Gebisses und Schädels kann man die elf Ordnungen *Artiodactyla*, *Mesaxonia*, †*Condylarthra*, †*Amblypoda*, †*Pyrotheria*, †*Astrapotheria*, †*Notoungulata*, *Hyracoidea*, *Proboscidea* und *Sirenia* unterscheiden.

Gegenwärtig spielen die *Ungulata*, abgesehen von den ozeanischen Inseln, der Antarktis, Australien und Madagaskar, eine herrschende Rolle unter den Landtieren, und schon im Alttertiär waren sie in Europa wie in Amerika reich entwickelt, betreffs Asiens und Äthiopiens aber läßt sich dies mangels von Kenntnissen zurzeit noch nicht nachweisen.

8. Ordnung: Artiodactyla (= Paraxonia).

Die sehr kleinen bis recht stattlichen Paarhufer sind herbivor, selten omnivor. Ursprünglich haben sie die primitive Gebißformel $\frac{3.\,1.\,4.\,3.}{3.\,1.\,4.\,3.}$ und geschlossene Zahnreihen. Oft werden aber die oberen Schneidezähne und Eckzähne rückgebildet, die unteren Eckzähne dabei meist schneidezahnartig, oft auch die oberen Eckzähne stark, wenigstens bei männlichen Tieren, und vielfach entstehen Diastemata. Die bei primitiveren Formen niederen Backenzähne haben zuerst vier und oben oft fünf Höcker und werden dann bunoselenodont bis selenodont und bei den höchststehenden Formen prismatisch unter Auflagerung von Cement an den Kronen (Fig. 134 E, S. 153), stets bleiben aber die Prämolaren einfacher als die Molaren.



Fig. 178. †*Ancodus velaunus* Cuvier (O. *Artiodactyla*, †*Anthracotheriidae*). Oligocän, Ronzon, Département Haute-Loire, Südfrankreich (aus Kowalewsky 1873). Rechter Hinterfuß von vorn, $^1/_4$. *a Talus* proximal und distal mit Gelenkrolle und distal mit zwei *Tarsalia* gelenkend, *b Calcaneus* mit Gelenkfläche für *Fibula*, 3. und 4. Zehe gleich stark, 2. und 5. in Reduktion.

Der Gesichtsteil des Schädels wird häufig stärker gestreckt, fast stets sind knöcherne *Bullae* und äußere Gehörgänge entwickelt; der Unterkiefer ist außer bei den Flußpferden schlank. Die Halswirbel sind meistens opisthocöl, es sind in der Regel nur 19 freie Rumpfwirbel und oft nicht viele Schwanzwirbel vorhanden.

Ulna und *Fibula* sind häufig sehr stark rückgebildet, die Fußwurzelknochen alternieren, der *Talus* hat proximal wie distal eine stark gewölbte Gelenkrolle, der *Calcaneus* ein Fibulargelenk. Besonders charakteristisch ist aber, daß die Fußachse stets zwischen der gleichstarken dritten und vierten Zehe liegt. Die erste Zehe ist höchstens als Rudiment vorhanden, die zweite und fünfte meistens in adaptiver oder inadaptiver Reduktion, und die Füße sind fast stets unguligrad, seltener digitigrad (Fig. 178).

Die gegenwärtig formenreichen und bis auf die australische Region allgemein verbreiteten Paarhufer lassen sich vor allem nach dem Gebiß in drei Familiengruppen scheiden. Die ***Bunodontia*** mit stets vollständigem Gebiß, größtenteils einspitzigen Prämolaren und niederen, höckerigen Molaren sind am primitivsten, meistens kurzbeinig und plump mit selten stark rückgebildeter zweiter und fünfter Zehe und ohne Verwachsungen der Fußknochen.

Die Schweine, *Suidae*, die jetzt nur in Australien fehlen, lassen sich nur in Nordamerika bis in das Unteroligocän, in Europa bis in das Eocän zurückverfolgen. Bei ihren mittel- und alttertiären kleinen Vertretern treten die ursprünglichen vier Haupthöcker der Molaren deutlich hervor (Fig. 179), und die oberen Eckzähne sind nicht wie bei den rezenten altweltlichen nach oben außen gedreht. An primitive *Suidae* schließt sich in vielem die kleine Familie der †*Elotheriidae* an, deren schlankbeinige stattliche Vertreter z. T. hinten knöchern umgrenzte Augenhöhlen und reduzierte Seitenzehen haben und im Miocän bis Obereocän Nordamerikas, vereinzelt auch im Unteroligocän Westeuropas sich finden (Fig. 68, S. 65).

Von den jetzt nur äthiopischen Flußpferden (*Hippopotamidae*) endlich, die besonders im Besitz stiftförmiger Schneidezähne spezialisiert sind, ist nur erwähnenswert, daß im Pliocän Indiens Arten mit drei

Schneidezähnen statt zwei bis einem und im Diluvium auf Madagaskar und auf Mittelmeerinseln, sowie im Pliocän Nordafrikas Zwergformen vorkamen, und daß sie während der Diluvialzeit von Madagaskar bis Mitteleuropa und von Java bis China verbreitet waren.

Als †***Bunoselenodontia*** kann man drei, vor allem im Alttertiär Westeuropas entfaltete Familien, †*Anthracotheriidae*, †*Anoplotheriidae* und †*Dichobunidae* zusammenfassen. Die letzteren sind aber auch im Eocän Nordamerikas vertreten und die ersteren im dortigen und ägyptischen Oligocän, sowie im Untermiocän Belutschistans, Vorderindiens, Ägyptens und Europas. Die kleinen bis stattlichen Tiere zeigen Ähnlichkeiten mit *Suidae* und primitiven *Selenodontia* und besitzen viele primi-



Fig. 179. †*Palaeochoerus Meisneri H. v. Meyer* (O. *Artiodactyla, Bunodontia, Suidae*). Untermiocän, Eckingen bei Ulm in Württemberg. (Orig. in der Münchner paläont. Sammlung.) Linke untere Zahnreihe ohne Schneidezähne, $^1/_1$. Milcheckzahn und 4 Milchmolaren, der letzte fast so kompliziert wie der dritte eben erst durchbrechende Molar.

tive Merkmale. So haben sie ein ganz vollständiges, meist geschlossenes Gebiß mit nur teilweise halbmondförmigen Molarhöckern, hinten selten und nur unvollkommen abgegrenzte *Orbitae*, oft einen langen Schwanz, endlich zeigen sie keine Verschmelzungen von Beinknochen und häufig zwei schwächere Seitenzehen mit stets inadaptiver Reduktion. Manche †*Anthracotheriidae*, die großenteils Sumpfbewohner waren, haben allerdings weite Diastemata (Fig. 178 und 180) und die †*Anoplotheriidae* merkwürdigerweise z. T. drei Zehen mit etwas krallenförmigen Endgliedern (Fig. 181).

Die außerordentlich formenreiche Gruppe der ***Selenodontia*** umfaßt primitive bis höchst spezialisierte Paarhufer und außer nur fossilen Familien die rezenten Wiederkäuer mit ihrem komplizierten Magen. Der Schädel hat in der Regel Knochenspangen hinter den *Orbitae* und vor ihnen oft Gruben oder auch Lücken (sog. Tränengruben und Ethmoidallücken), die Molaren sind stets selenodont, die Fußwurzelknochen oft z. T. verschmolzen und die zwei mittleren Metapodien häufig ebenfalls zu einem sog. *Canon* verwachsen, während die Seitenzehen völlig und gewöhnlich adaptiv rückgebildet sein können.

Die niedlichen †*Caenotheriidae* und kleine andere Familien wie die der zierlichen †*Xiphodontidae* im Untermiocän bis Obereocän Europas, sowie die vielfach kurzschnauzigen †*Merycoicodontidae* (= †*Oreodontidae*)

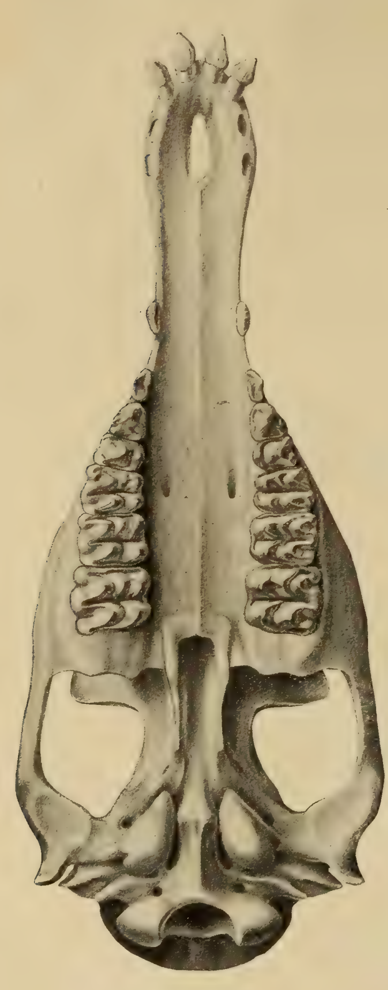


Fig. 180.
†*Ancodus velaunus Cuvier* (O. *Artiodactyla*, †*Anthracotheriidae*).

Oligocän, Ronzon, Département Haute-Loire, Südfrankreich (nach Münchner Exemplaren abgeändert aus Filhol 1882). Schädel eines Weibchens von unten, $^1/_3$. Nur Alveolen der dritten Schneidezähne und kleinen Eckzähne, die ersten Prämolaren durch Diastemata isoliert, die niedrigen fünfhöckerigen Molaren bunoselenodont.

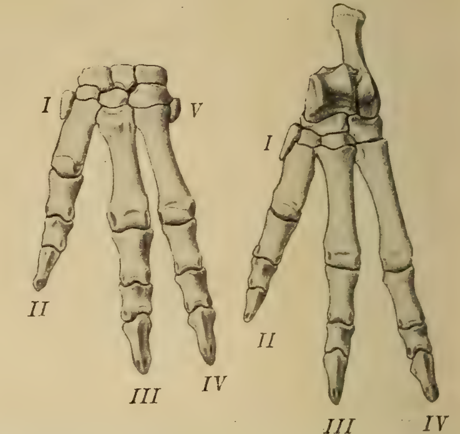


Fig. 181. †*Diplobune Quercyi Filhol* (O. *Artiodactyla*, †*Anoplotheriidae*).

Obereocän (Bohnerz), Eselsberg bei Ulm in Württemberg (ein wenig abgeändert aus Zittel 1893). Linker Vorder- und Hinterfuß von vorn, $^1/_4$. Dritte und vierte Zehe gleich stark, zweite schwächer, erste und vorn auch fünfte nur Rudiment des Metapodiums.

und †*Agriochoeridae* im Unterpliocän bis Obereocän Nordamerikas stehen in ihrer meist primitiven Gebißformel, den allermeist geschlossenen Zahnreihen, in dem Mangel von Verschmelzungen in den Füßen und größtenteils auch im Besitz schlanker Seitenzehen noch recht tief, bei den etzteren finden sich sogar noch hinten offene *Orbitae* und schwache erste Zehen. Manche †*Merycoicodontidae* sind aber spezialisiert, z. B. in Verkürzung der *Nasalia* wohl infolge von Rüsselausbildung oder im Besitz von Ethmoidallücken, und die ihnen ganz ähnlichen †*Agriochoeridae* sind in krallenartigen Zehenendgliedern ein Gegenstück zu den †*Chalicotheriidae* bei den *Perissodactyla* (Fig. 182, 183 und 218, S. 238).

Bei den jetzigen *Camelidae* fehlen zwei obere Schneidezähne, die vorderen Prämolaren und die Seitenzehen, der

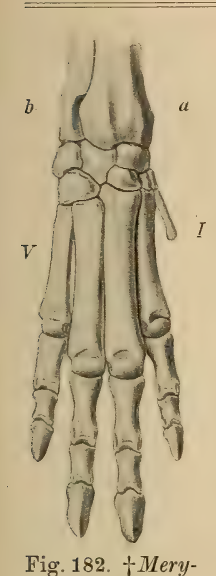


Fig. 182. †*Merycoicodon Culbertsoni Leidy* (O. *Artiodactyla, Selenodontia*, †*Merycoicodontidae*). Oligocän (White-River-Schichten), Süddakota (nach Original in der Münchner paläontol. Sammlung abgeändert aus Scott 1890). Rechter Vorderfuß, $^1/_2$. *a Radius*, *b Ulna*-Unterende, *I* rudimentäres erstes Metacarpale, *V* fünftes Metacarpale.

Kiefergelenkkopf ist nicht quer gestreckt, die Querfortsätze der Halswirbel haben keine Arterienlöcher, und es sind lange *Canon*-Beine ausgebildet. Diese so spezialisierten wenigen wilden Kamele und Lamas kommen nur in Zentralasien und im westlichen und südlichen Südamerika vor, hier wie in Nordafrika auch im Diluvium, also in ganz diskontinuierlicher Verbreitung. Nahe Verwandte finden sich zwar im Pliocän Indiens, in Nordamerika aber zahlreiche Formen vom Diluvium bis zum Obereocän. Die älteren davon sind viel kleiner und primitiver, haben z. B. die primitive Zahnformel, getrennte Metapodien und vorn noch zwei Seitenzehen, dazu sind sie typisch unguligrad im Gegensatz zu den digitigraden jetzigen Formen (Fig. 184).

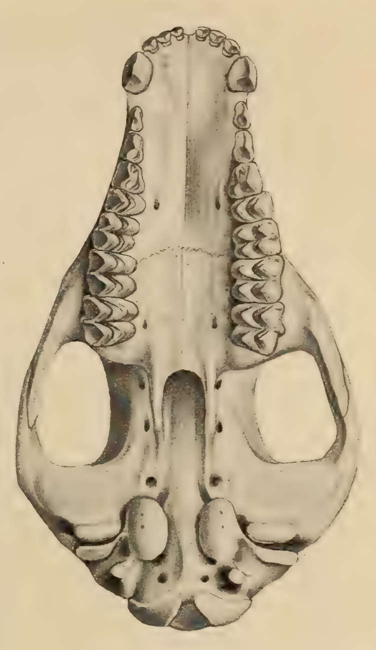


Fig. 183. †*Merycoicodon bullatum Leidy* (O. *Artiodactyla, Selenodontia*, †*Merycoicodontidae*). Oligocän (White-River-Schichten), Oregon, Nordamerika (abgeändert aus Scott 1890). Schädel von unten, $^1/_3$. Gebiß vollständig, niedere M mit vier Halbmonden. *Bullae osseae* groß.

Bei allen übrigen *Selenodontia* fehlen die oberen Schneidezähne und meist auch die Eckzähne, die unteren aber sind wie Schneidezähne gestaltet, in den Fußwurzeln finden sich Verschmelzungen, und in der Regel sind *Canon*-Beine und nur die dritte und vierte Zehe wohl ausgebildet.

Die Zwerghirsche (*Tragulidae*), die sich nur in Westafrika und Südasien, in letzterem auch im Diluvium und Jungtertiär finden, während des Unterpliocäns bis Oligocäns aber in Europa lebten, sind gegenüber den weiteren, oft als *Pecora* zusammengefaßten noch in manchen Organen primitiv, z. B. in ihren schneidenden Prämolaren.

Die zweizehigen, stattlichen *Giraffidae*, die in mehreren, von Haut überkleideten Schädeldachfortsätzen spezialisiert sind und jetzt nur in

Äthiopien leben, waren im Unterpliocän von Südosteuropa über Vorderindien bis China verbreitet, z. T. in Formen ohne Schädelzapfen, doch dürften die noch wenig bekannten †*Sivatheriinae* des Pliocäns von Indien und wohl auch von Adrianopel, große mit verästelten Schädeldachfortsätzen versehene Paarhufer, sich ihnen anschließen.

Die in Europa, Asien, Nordafrika und Amerika jetzt und im Diluvium formenreichen Hirsche (*Cervidae*) pflegen wenigstens im männlichen Geschlecht ebenfalls verästelte Knochenfortsätze, die Geweihe, zu zu tragen, aber diese werden von der Haut entblößt und jährlich über den Stirnbeinfortsätzen, den Rosenstöcken, abgeworfen. Erwähnenswert ist unter den diluvialen der westeuropäische Riesenhirsch mit gewaltigem Geweih, das Vorkommen der jetzt nordischen Elche und Renntiere auch in Mitteleuropa, und daß sich schon im Pliocän Europas echte Hirsche (*Cervinae*) finden. Im Miocän kommen hier aber nur Verwandte der südasiatischen Muntjaks (*Cervulinae*) vor, deren Männchen starke obere Eckzähne und wenig verästelte Geweihe auf hohen Rosenstöcken tragen (Fig. 185), und deren geologisch ältere kleinere Formen (†*Palaeomerycinae*) ganz geweihlos sind.

Diesen wie den *Tragulidae* gleichen die kleinen †*Gelocidae* des westeuropäischen Oligocäns und obersten Eocäns. Entsprechende, ebenfalls geweihlose Formen kennt man auch aus dem Miocän und Oligocän Nordamerikas, z. B. die †*Leptomerycidae* (Fig. 186), die sich z. T. schwer von jenen, den Moschushirschen und primitiven *Camelidae* unterscheiden lassen. Sie haben öfters noch vorn vier getrennte Zehen und

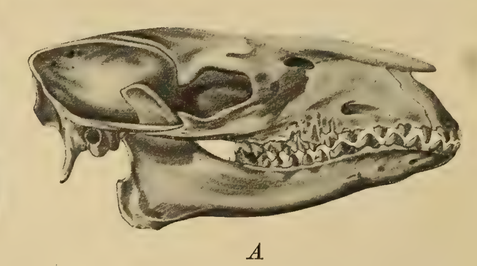


Fig. 184. †*Protylopus Petersoni Wortm.* (O. *Artiodactyla, Camelidae*).

Obereocän (Uinta-Stufe), Uinta, Nordamerika (ein wenig abgeändert aus Scott 1899). *A* Schädel und Unterkiefer seitlich, $^1/_2$, *B* Linker Hinterfuß von vorn, $^1/_2$, ohne Endglied der 3. Zehe. mit Rudimenten der seitlichen Metapodien, mittlere nicht verschmolzen.

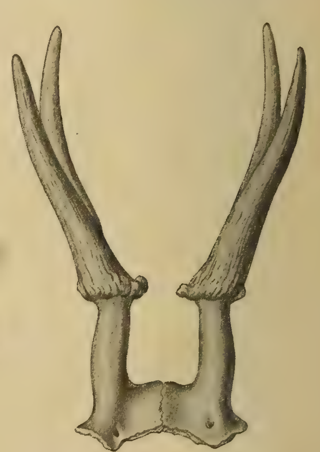


Fig. 185. †*Dicrocerus elegans Lartet* (O. *Artiodactyla, Cervicornia, Cervulinae*).

Unteres Obermiocän, Sansan, Département Gers (aus Filhol 1891). Stirnbeine mit hohen Rosenstöcken und Gabelgeweih von vorn, $^1/_{4,5}$.

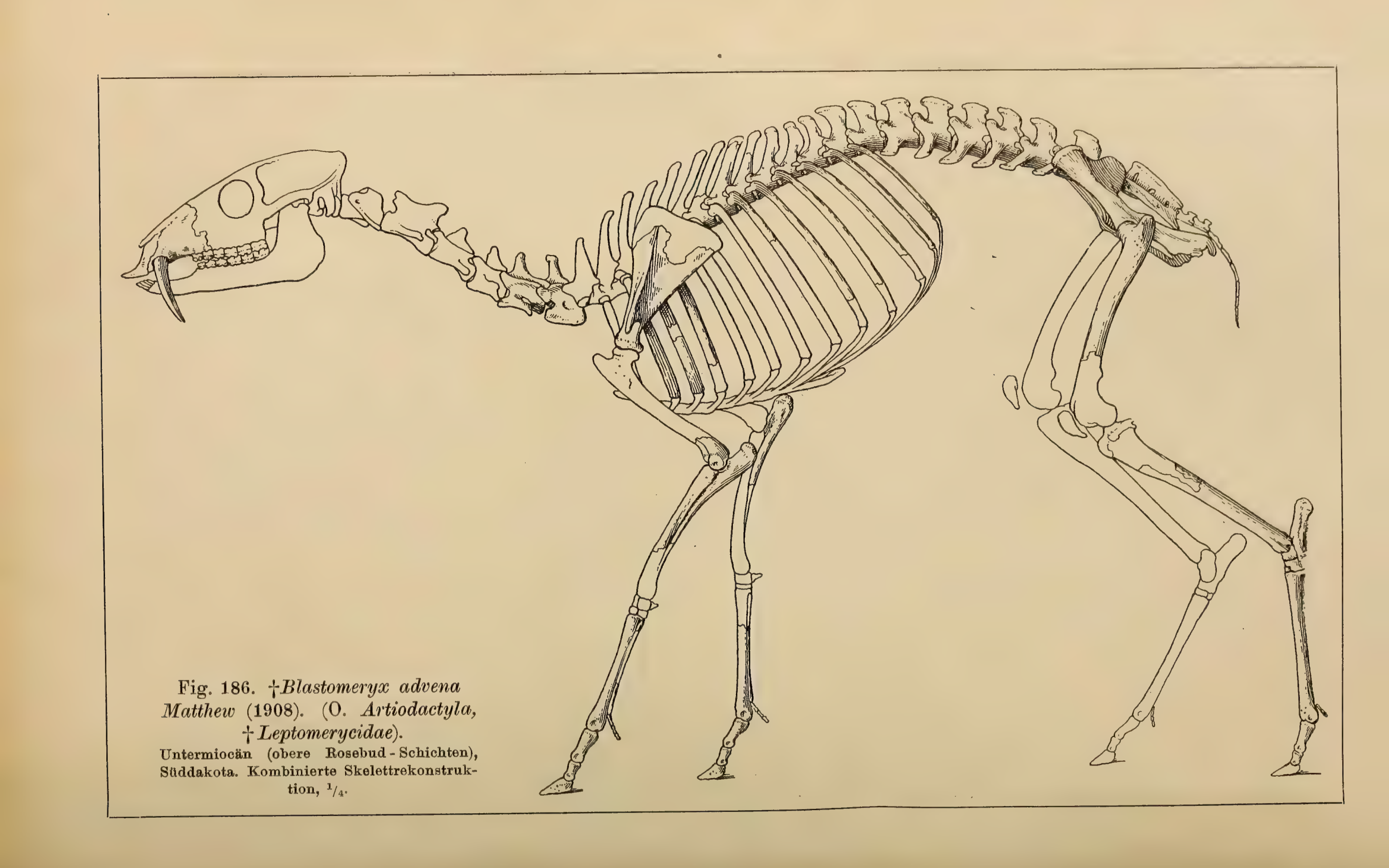


Fig. 186. †*Blastomeryx advena* *Matthew* (1908). (O. *Artiodactyla*, †*Leptomerycidae*).
Untermiocän (obere Rosebud-Schichten), Süddakota. Kombinierte Skelettrekonstruktion, $^1/_4$.

nur hinten *Canon*-Beine mit Afterzehen. Daneben kommen dort aber schon spezialisierte Formen vor, wie im Pliocän und Miocän die wenigen geweihtragenden †*Merycodontidae* mit hohen Backenzähnen und sehr reduzierten Seitenzehen und die oligocänen †*Protoceratidae* (Fig. 177, S. 194). Diese stehen zwar im Besitz großer oberer Eckzähne und in sehr geringen Fußreduktionen und Verschmelzungen einigen geweihlosen und noch mit oberen Schneidezähnen versehenen Formen des Obereocäns nahe, gleichen aber in seltsamen paarigen Schädeldachfortsätzen gewissen *Giraffidae*.

Die Antilopen, Schafe, Ziegen und Rinder, die *Cavicornia*, endlich tragen fast stets ein Paar einfacher Stirnbeinfortsätze (Hornzapfen), die von Horn umkleidet und unten meistens hohl sind. Sie werden durch Rückverlagerung dieser Hornzapfen, Vergrößerung der Stirnbeine unter Verkleinerung der Scheitelbeine, Knickung der Schädellängsachse und häufig hohe und mit Cement umkleidete Backenzähne, im Mangel oberer Eckzähne und meistens auch von Afterzehen am höchsten spezialisiert. Zahlreiche Genera leben jetzt vor allem in den Grasländern Afrikas, Asiens, Europas und Nordamerikas und finden sich auch im Diluvium und Pliocän verbreitet, dürftige Reste primitiver Antilopen kennt man schon aus dem Obermiocän Westeuropas. Von Interesse ist, daß manche jetzt afrikanische Antilopengruppen im Pliocän nicht nur in Südosteuropa und Asien, sondern auch im westlichen Nordamerika verbreitet waren, und daß im Diluvium neben Wisenten (*Bison*) und Uren (*Bos primigenius*) in Mittel- und Westeuropa auch Moschusochsen (*Ovibos*) lebten, die sich jetzt nur im nördlichsten Nordamerika erhalten haben.

9. Ordnung: Mesaxonia.

Von der Menge fuchs- bis elefantengroßer, hierher gehöriger Formen, die teils plump, teils schlank gebaut sind, leben jetzt nur wenige stattliche Vertreter in der alten Welt, sowie in Mittel- und Südamerika, die Tapire, Nashörner und Pferde als Urwald- und Steppenbewohner.

Der Schädel ist stets gestreckt und hat einen starken Gesichtsteil, seine Nasenbeine ragen fast immer frei vor, *Bullae* sind fast nie, äußere knöcherne Gehörgänge fast nur bei Pferden, Nashörnern und †*Chalicotheriidae* entwickelt und die Augenhöhlen nur bei *Equinae* und fast allen †*Litopterna* hinten durch knöcherne Spangen abgegrenzt. Doch kommen Spezialisierungen wie reduzierte Nasenbeine infolge Rüsselausbildung oder Fortsätze des Schädeldaches vor.

Von dem ursprünglich ganz vollständigen Gebiß werden Schneide-, Eckzähne und vordere Backenzähne oft rückgebildet, die Eckzähne sind fast niemals stark, die Molaren ursprünglich vier- bis sechshöckerig und niedrig; sie werden meistens lophodont oder lophoselenodont und bei den

spezialisiertesten Formen besonders oben kompliziert, hoch und mit Cement umkleidet, zugleich werden die Prämolaren ihnen ganz ähnlich kompliziert (homöodont, Fig. 187).

Hinter den gewöhnlich opisthocölen Halswirbeln folgen in der Regel etwas über zwanzig freie Rumpfwirbel. Am *Femur* ist ein in Mitte der Außenseite befindlicher Muskelfortsatz charakteristisch stark, nur bei manchen †*Chalicotheriidae* schwach (Fig. 220, S. 241), *Ulna* und *Fibula* werden nur bei spezialisierten *Equinae* und †*Chalicotheriidae* distal rückgebildet, letztere ge-



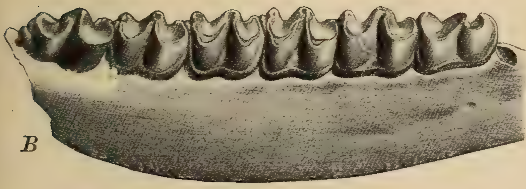


Fig. 187. †*Anchitherium aurelianense H. v. Meyer* (U. O. *Perissodactyla, Equidae*).

Obermiocän, La Grive-St.-Alban, Département Isère, Frankreich (aus Depéret 1887). *A* Linke Gaumenhälfte mit P 1—4, M 1—3 von unten, 1/2. *B* Rechter Unterkiefer, Bruchstück mit P 2—4, M 1—3 und Alveole des P 1 von außen oben, 1/2. P wie M (Homöodontie), niedrig, Joche sehr deutlich.

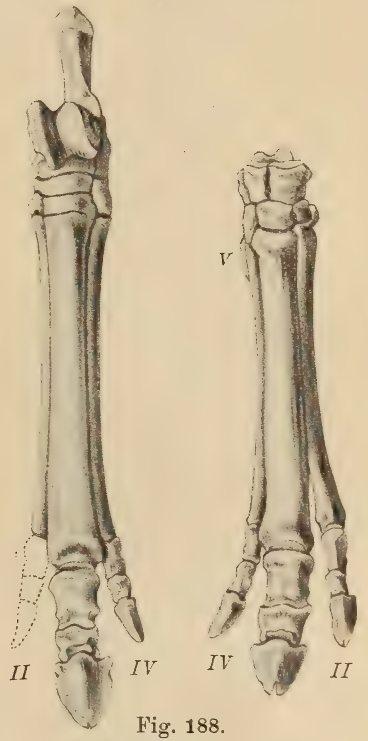


Fig. 188.

†*Mesohippus intermedius Osborn et Wortman* (1895). (U. O. *Perissodactyla, Equidae*).

Oligocän (White-River-Stufe), Montana. Rechter Hinterfuß und linker Vorderfuß von vorn, etwa 1/3. Die *II.* und *IV.* Zehe berühren den Boden nicht mehr, *V.* Rudiment des fünften *Metacarpale*.

lenkt aber bloß bei den †*Titanotheriidae* und †*Litopterna* mit dem *Calcaneus*. Der *Talus* ist oben stark gewölbt, distal nicht oder nur etwas, die Fußwurzelknochen alternieren nur bei den †*Perissodactyla* deutlich, und lediglich bei *Equinae* verschmelzen sie zum Teil. Endlich ist besonders bezeichnend, daß die Fußachse durch die dritte behufte Zehe geht, und daß die anderen Zehen völlig rückgebildet sein können, wobei die dritte Zehe und speziell ihr Metapodium sich streckt und verstärkt (Fig. 188 und Fig. 139, S. 159).

Vor allem nach der Fußausbildung kann man zwei Unterordnungen trennen. Unter den ***Perissodactyla,*** die distal abgestutzte *Tali* und stark alternierende Fußwurzelknochen haben, sind jetzt die Tapire (*Tapiridae*) am primitivsten. Denn sie haben nur niedrige Backenzähne mit zwei Querjochen, oben auch mit einer Außenwand und vorn vier, hinten drei Zehen. Sie bieten ein typisches Beispie diskontinuierlicher Verbreitung und großer Konstanz, denn sie leben jetzt nur in Sumpfwäldern Südasiens und Mittel- und Südamerikas, sind aber im Diluvium Süd- und Nordamerikas, sowie Chinas und im Pliocän und Obermiocän Europas nachgewiesen. Nahe Verwandte lassen sich in Westeuropa bis in das Oligocän, in Nordamerika sogar bis in das Untereocän verfolgen, und im Eocän schließen sich ihnen die †*Lophiodontinae* und †*Helaletinae* mit schiefen Querjochen der Molaren an (Fig. 189), wobei die alttertiären Formen im wesentlichen sich nur durch einfachere Prämolaren und unverkürzte Nasenbeine unterscheiden. Die meistens stattlichen Nashörner, *Rhinocerotidae*, waren einst noch reicher entfaltet. Ihre Vorderzähne neigen zur völligen Rückbildung, die hinteren Backenzähne besitzen oben zwei schräg zu einer Außenwand stehende Querjoche, die bei den geologisch jüngeren Formen stets durch Fortsätze kompliziert sind, unten aber wie bei den meisten *Mesaxonia* zwei schräge gebogene Joche. Die rezenten bis mitteltertiären zeichnen sich gewöhnlich durch eine unpaare Verdickung der Nasen- und oft auch der Stirnbeine aus, worauf die fossil nicht erhaltungsfähigen Hörner sitzen, und sind plump und dreizehig; die primitiveren waren aber hornlos, oft schlank und vorn vierzehig.

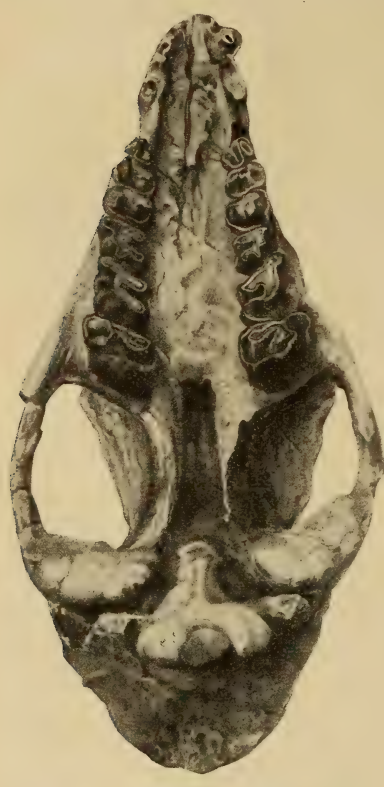


Fig. 189. †*Lophiodon leptorhynchus Filhol* (U. O. *Perissodactyla*, †*Lophiodontidae*).
Unteres Obereocän, Minervois, Département Herault (aus Depéret 1903). Schädel eines erwachsenen Weibchens von unten, 1/3. Hinter den Alveolen der J 1—3 und des kleinen C Diastema, P 1—3 einfacher als M, diese mit Außenwand und zwei schrägen Querjochen.

Jetzt leben nur noch wenige, schwach behaarte Arten in Busch-

steppen und Wäldern des tropischen Afrika und Südasien, im Diluvium und Jungtertiär sind aber auch in Nordafrika, Asien und Europa zahlreiche Formen nachgewiesen, in Nordamerika vom Pliocän bis in das Mitteleocän und in Europa ebenfalls soweit zurück. Erwähnenswert sind aus dem Diluvium Nordasiens bis Westeuropas durch starke Behaarung dem Eiszeitklima angepaßte Nashörner, von welchen man auch die Weichteile im Eisboden Sibiriens und im Erdwachs Galiziens gefunden hat, sowie das durch einen Stirnwulst und pferdeähnliche Backenzähne hoch spezialisierte †*Elasmotherium*. Im Tertiär sind die †*Aceratherien* sehr verbreitet, deren Nasenbeine nicht verdickt und deren zweite untere Schneidezähne zu Hauern vergrößert sind (Fig. 190), daneben kommt unter anderen im Miocän und Oligocän Europas und Nordamerikas †*Diceratherium* vor, das paarige Nasenverdickungen zeigt. Von hornlosen Formen sind noch die sehr plumpen †*Amynodontinae* zu nennen, die mit hauerartigen Eckzähnen bewehrt zur Oligocän- und Obereocänzeit in Nordamerika und Frankreich wahrscheinlich Sümpfe bewohnten, während die schlanken, primitiven †*Hyracodontinae* wohl als gute Läufer die oligocänen bis mitteleocänen Steppen Nordamerikas bevölkerten.

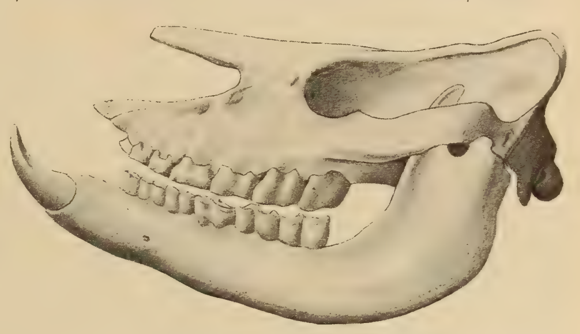


Fig. 190. †*Aceratherium Persiae Pohlig* (U. O. *Perissodactyla, Rhinocerotidae*).

Unterpliocän, Maragha, Nordwestpersien (aus Mecquenem 1908). Schädel und Unterkiefer etwas ergänzt, $^1/_8$. Nasenbeine dünn, obere J und C fehlen, unten J_2 als Hauer ausgebildet, C und P 1 fehlt.

Abgesehen von dürftigen Gebißresten aus dem Eocän Siebenbürgens und Bulgariens sind uns aus dem Oligocän und Eocän Nordamerikas in z. T. prächtigen bis Elefanten-großen Skeletten die †*Titanotheriidae* überliefert. Ihre oberen Molaren haben eine W-förmige Außenwand und zwei konische Innenhöcker, die Schädel sind bald lang, bald relativ kurz und bei den geologisch jüngeren Formen, deren Schneidezähne rudimentär werden, durch ein Paar knöcherne Nasenfortsätze spezialisiert (Fig. 191, 139, S. 159 und 15, S. 12). Die bald hohen, bald verhältnismäßig niedrigen Beine haben vorn vier, hinten drei behufte Zehen. Außer in den Füßen, deren drei Zehen eigentümlicherweise wie bei manchen *Edentata* große, gespaltene Scharrkrallen besitzen, gleichen ihren älteren Genera die stattlichen †*Chalicotheriidae* im Gebiß und Skelett. Ihre meist recht unvoll-

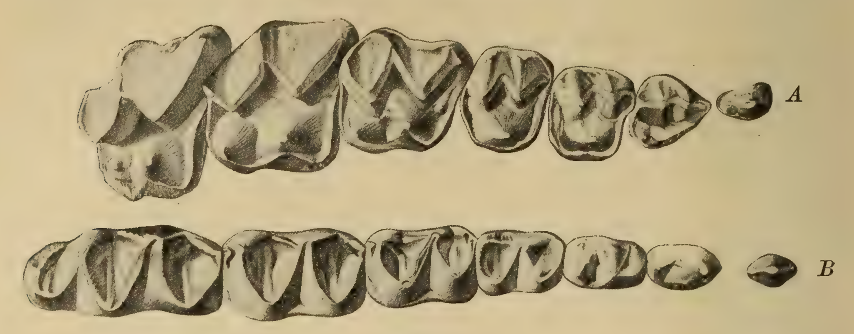


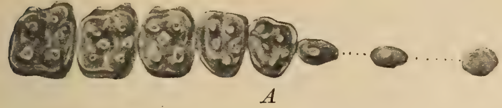
Fig. 191.
†*Telmatotherium cultridens Scott et Osborn* (U. O. *Perissodactyla*, †*Titanotheriidae*).
Mitteleocän (Bridger-Stufe), Wyoming (aus Earle 1892). *A* Rechte obere P 1—4, M 1—3, Kronenansicht, $^1/_2$
B Rechte untere P 1—4, M 1—3, Kronenansicht, $^1/_2$.



Fig. 192. †*Hipparion gracile de Christ.* (U. O. *Perissodactyla*, *Equidae*).
Unterpliocän. Süd- bis Mitteleuropa. *A* Oberer letzter Prämolar, Kronenansicht, $^1/_1$, Pikermi bei Athen (aus Gaudry 1867). Ganz molarartig, abgekaut. *a* Vorderer, *b* hinterer Außenhöcker, *c* vorderer, *d* hinterer Innenhöcker, *e* vorderes, *f* hinteres Querjoch, *g* und *h* durch Cement ausgefüllte Täler (Marken). *B* Derselbe Prämolar von innen, $^1/_1$, Concud, Provinz Teruel, Spanien (Orig. in Münchner Sammlung). *a* Kaufläche, *b* Krone, von Cement umhüllt, sehr hoch, *c* kleine Wurzeln, unten abgebrochen.

ständigen Reste finden sich im (?) Quartär Chinas, im Pliocän West- und Südasiens, im Unterpliocän bis Obereocän Europas und im Miocän Nordamerikas (Fig. 220, S. 241).

Die heutigen Pferde (*Equinae*) endlich, die wild nur noch in den Steppen Innerasiens und Äthiopiens vorkommen, sind hoch spezialisiert. Ihre Eckzähne und ersten Prämolaren sind nämlich im Schwinden begriffen und die Kronen der übrigen Zähne durch Schmelzfalten und Cement kompliziert. Die gleichartigen Prämolaren und Molaren, die im Grundbau unten zwei gebogene Joche, oben eine W-förmige Außenwand und zwei Querjoche besitzen (Fig. 192), sind überdies hypselodont, die *Orbitae* sind hinten knöchern umgrenzt und die *Fibulae* und die Seitenzehen rudimentär. Nahe Verwandte dieser vorzüglich laufenden Einhufer waren im Diluvium auch in Europa, Nordafrika, sowie in Nord- und Südamerika verbreitet, im Pliocän hatten sie



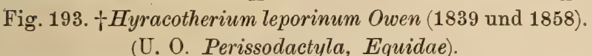


Fig. 193. †*Hyracotherium leporinum Owen* (1839 und 1858).
(U. O. *Perissodactyla, Equidae*).

Unterstes Eocän (London-Ton), Herne Bai, Südengland. *A* Rechte Oberkieferzahnreihe, von unten, $^1/_1$. C und P 1 nur Alveole, P 2—4 einfacher als die niedrigen sechshöckerigen M. *B* Oberer P 4 seitlich, $^1/_1$. Wurzelenden ergänzt.

aber zwei Afterzehen (Fig. 213, S. 226), und man kennt sie nur aus Eurasien, Afrika und Nordamerika, noch ältere und primitivere Genera sogar nur aus Europa bis in das jüngste Paleocän und aus Nordamerika bis in das Untereocän zurück. Die geologisch älteren *Equidae* sind in der Regel kleiner, die ältesten nur so groß wie Wölfe oder Füchse (Fig. 193), der Schädel und die Gebißformel ist primitiv, die Prämolaren werden einfacher als die Molaren, ihre Kronen sind niedrig, das die Vertiefungen füllende Cement fehlt, so daß die einfachen Joche deutlich hervortreten (Fig. 187, S. 203), und bei den ältesten lösen sich diese in vier bis sechs Höcker auf (Fig. 193). Zugleich werden die Beine auch immer primitiver, so daß die meisten dreizehig, die ältesten sogar vierzehig sind (Fig. 188, S. 203 und Fig. 194). Viele alttertiäre, z. B. die z. T. sehr stattlichen †*Palaeotherinae* Europas, die vielleicht auch im Eocän Vorderindiens vorkommen, sind infolgedessen Tapiren recht ähnlich.

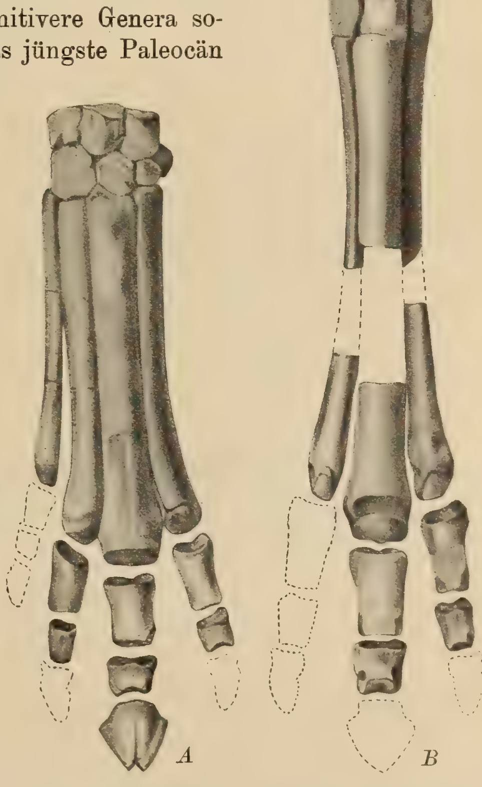


Fig. 194. †*Eohippus venticolus Cope* (1884).
(U. O. *Perissodactyla, Equidae*).

Unteres Mitteleocän (Wind-River-Stufe), Wyoming. *A* Vierzehiger Vorderfuß von vorn, $^1/_1$. *B* Dreizehiger Hinterfuß von vorn, $^1/_1$. (*Talus* und *Calcaneus* nach einem Gipsabguß ergänzt.) Primitivste und kleinste *Equidae*-Füße.

Die andere **Unterordnung** †*Litopterna* ist nur aus dem Diluvium bis Eocän (*Notostylops*-Stufe) Argentiniens, in den älteren Schichten fast nur in Gebißresten bekannt. Im Gebiß gleichen ihre kleinen bis stattlichen Angehörigen jenen †*Palaeotherinae*, wie im Skelettbau auffällig den *Equidae*, nur sind bei den diluvialen zwar die Backenzahnkronen hoch, aber nicht sehr kompliziert und die vorderen Prämolaren einfach, *Ulna* und *Fibula* nicht stark rückgebildet, die Fußwurzelknochen alternieren kaum, der *Talus* ist distal gewölbt und der *Calcaneus* mit einem Fibulargelenk versehen. Die dreizehigen †*Macraucheniidae* sind durch Rückbildung der Nasenbeine, wohl infolge von Rüsselausbildung, und durch einen kamelartigen Hals bemerkenswert, die †*Proterotheriidae* aber dadurch, daß die Seitenzehen so stark reduziert werden, daß schon im Obermiocän (Santa Cruz-Stufe) ein Genus völlig einhufig ist (Fig. 231, S. 290).

10. Ordnung: †Condylarthra.

Niederste Huftiere von Marder- bis Wolfgröße mit primitivem Schädel und Hirn sind gewissen †*Creodonta* ebenso ähnlich, wie manche den primitivsten *Mesaxonia*, *Artiodactyla* und †*Amblypoda*. Ihr ganz vollständiges Gebiß ist ebenfalls primitiv, denn die niedrigen Molaren, die stets komplizierter als die Prämolaren sind, haben zwar bei einer Familie z. T. etwas halbmondförmige Höcker



Fig. 195.
†*Phenacodus primaevus Cope* (1884). (O. †*Condylarthra*, †*Phenacodontidae*). Untereocän (Wasatch-Stufe), Wyoming. Linke Oberkieferzahnreihe von unten, $^1/_1$. C und P 1 nur Alveole, M mit 4 Haupthöckern und 2 Zwischenhöckern.

und meistens sechs Höcker, lassen aber manchmal noch einen trituberkulären Bau erkennen (Fig. 195).

Die Beine zeigen keine Verwachsungen und Rückbildungen, sind fünfzehig und behuft (Fig. 196), der *Humerus* hat ein *Foramen entepicondyloideum*, die *Fibula* berührt die Fußwurzel nicht, und die Füße sind stets streng serial und planti- bis digitigrad.

Meistens sind nur Gebißreste bekannt, wonach mehrere Familien unterschieden werden. Die bestbekannten und häufigsten Reste finden



Fig. 196. †*Phenacodus primaevus Cope* (1884). (O. †*Condylarthra*, †*Phenacontidae*).

Untereocän (Wasatch-Stufe), Wyoming. Linker Hinter- und Vorderfuß von vorn, $^1/_3$. Fußwurzelknochen serial angeordnet. Erste und fünfte Zehe schwach, dritte am stärksten.



Fig. 197.
†*Dinoceras mirabile Marsh* (1884). (O. †*Amblypoda*, U. O. †*Dinocerata*). Mitteleocän (Bridger-Stufe), Wyoming. Schädel von oben, $^1/_8$ ungefähr. *a Nasale* mit Höcker, *b Praemaxilla*, *c* großer Eckzahn, *d Maxilla* mit Höcker, *e Frontale*, *f Parietale*, auf der Grenze hoher Höcker, der Steinkern der sehr kleinen Hirnhöhle ist eingezeichnet, *g* Hinterhauptskamm.

sich im Untereocän und Paleocän Nordamerikas (Fig. 217, S. 237), dürftige auch in gleichalterigen Schichten Westeuropas und wahrscheinlich auch im Eocän (*Notostylops*-Stufe) Patagoniens.

11. Ordnung: †Amblypoda.

Eine wenig umfangreiche Gruppe kleiner bis Elefanten-großer Huftiere zeigt in vieler Beziehung sehr primitive Merkmale, bei manchen Formen aber auch eigenartige Spezialisierungen. Das Hirn ist auffällig klein und nieder organisiert (Fig. 197), der gestreckte Schädel hinten niedrig, oben zuerst mit einer Längskante versehen, bei geologisch jüngeren Formen aber platt und bei den jüngsten mit paarigen Knochenfortsätzen ausgestattet, und zwar auf den Nasenbeinen, die stets bis vorn reichen, über den *Orbitae*, die hinten nie knöchern umgrenzt sind, und bei den †*Dinoceratidae* (Fig. 197) auch auf den Scheitelbeinen. Bei den †*Dinoceratidae*, die auch durch Rückbildung der oberen Schneidezähne und ersten Prämolaren, Molarähnlich-

keit der Prämolaren und durch ein nicht hoch über der Zahnreihe liegendes Unterkiefergelenk spezialisiert sind, werden ebenso wie bei den †*Coryphodontidae* überdies die oberen Eckzähne sehr groß. Sonst findet sich die primitive Zahnformel, und die Molaren zeigen fast stets V-för-

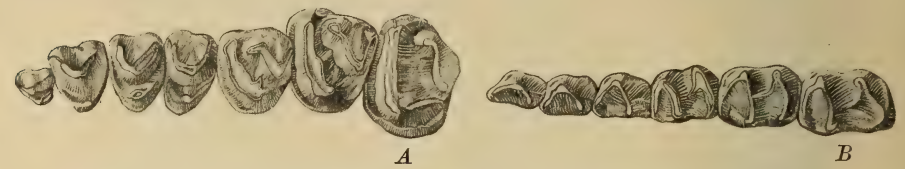


Fig. 198. †*Coryphodon testis Cope* (O. †*Amblypoda*, †*Coryphodontidae*). Untereocän (mittlere Wasatch-Stufe), Nordamerika (aus Osborn 1898). *A* Obere linke Backenzahnreihe P 1—M 3. *B* Untere rechte Backenzahnreihe P 2—M 3, Kronenansicht, $^1/_3$.

mige Querjoche, im Paleocän oben sogar noch trituberkulären Bau (Fig. 198). Nur bei †*Arsinoitherium*, das unscheinbare Eckzähne hat, sind sie hochkronig (Fig. 214, S. 230).

Die Halswirbel sind kurz, die Dornfortsätze der Rückenwirbel niedrig, und die Beine sind zwar hoch, die Unterschenkel jedoch kurz. Sie zeigen

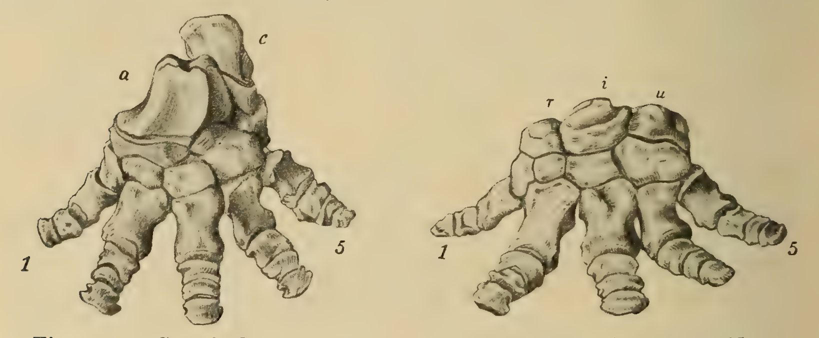


Fig. 199. †*Coryphodon testis Cope* (O. †*Amblypoda*, †*Coryphodontidae*). Untereocän (mittlere Wasatch-Stufe), Nordamerika (aus Osborn 1898). Linker Hinter- und Vorderfuß von vorn und oben, $^1/_6$. *1* erste, *5* fünfte behufte Zehe, *a Talus* niedrig und wenig gewölbt gelenkt mit dem *Calcaneus c* und mit zwei distalen *Tarsalia*, *r Radiale*, *i Intermedium*, *u Ulnare* mit den distalen *Carpalia* alternierend.

fast keine Verschmelzungen und haben fast stets alternierende Fußwurzelknochen und fünf wohl entwickelte behufte Zehen. Der Vorderfuß ist planti- bis digitigrad, der hintere plantigrad. Bei ihm gelenkt die *Fibula* außer bei den †*Dinoceratidae* immer auch mit dem *Calcaneus*, und der *Talus* ist, abgesehen von den ältesten Genera, niedrig und oben sehr wenig gewölbt (Fig. 199).

Die ältesten, kleinsten und primitivsten Formen im Paleocän Nordamerikas, die noch ein *Foramen entepicondyloideum* im *Humerus* haben,

und zu denen vielleicht auch isolierte Zähne der obersten Kreide gehören, sind †*Creodonta* und †*Condylarthra* recht ähnlich, die jüngeren im Unter- bis Obereocän Nordamerikas (Fig. 131, S. 148), dürftig auch im Untereocän Westeuropas vertreten, werden größer und spezialisierter. Ob das sehr stattliche †*Arsinoitherium* aus dem Unteroligocän Ägyptens als jüngste und spezialisierteste Form hierher gehört, erscheint fraglich, denn seine Beine sind in manchem mehr Elephanten-ähnlich, vor allem alternieren die *Carpalia* anscheinend nicht, und die *Ulna* ist stärker als der *Radius* (Fig. 214, S. 230).

12. Ordnung: †Pyrotheria.

Von einigen plumpen Huftieren sind nur Kiefer und wenige Skelettreste im Oligocän und Eocän Patagoniens (*Pyrotherium*- und *Notostylops*-Stufe) gefunden, und bei diesem unvollkommenen Stand der Kenntnisse lassen sich die in vielem den †*Dinotheria* (S. 219) ähnlichen großen Tiere noch nirgends ein- oder anreihen. Ihre oberen Schneidezähne sind in Rück-

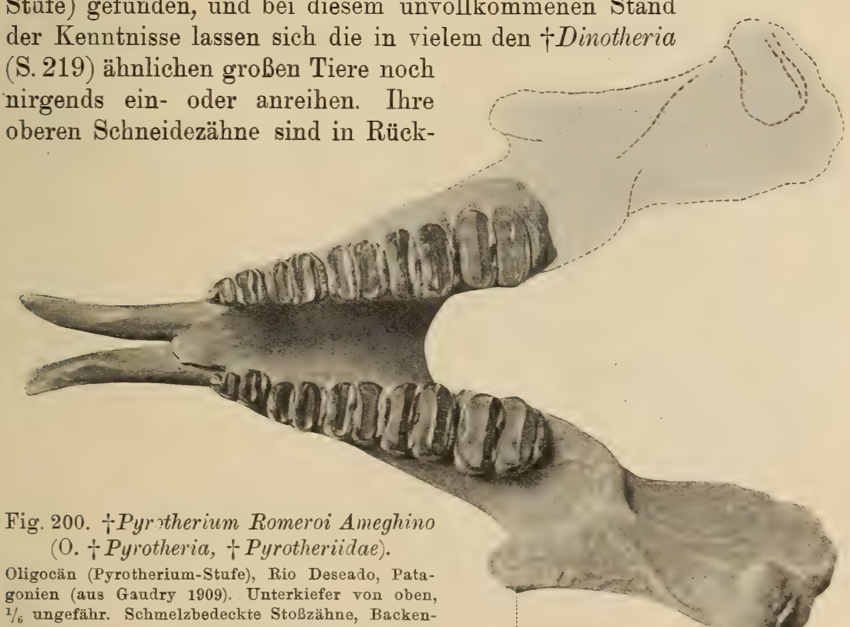


Fig. 200. †*Pyrotherium Romeroi Ameghino* (O. †*Pyrotheria*, †*Pyrotheriidae*). Oligocän (Pyrotherium-Stufe), Rio Deseado, Patagonien (aus Gaudry 1909). Unterkiefer von oben, $^1/_6$ ungefähr. Schmelzbedeckte Stoßzähne, Backenzähne mit zwei Querjochen, *a* niederer Kronfortsatz des sehr breiten aufsteigenden Unterkieferastes.

bildung begriffen, unten ragt nur je einer als starker Stoßzahn vor, Eckzähne fehlen, und hinter kurzen Diastemata folgen oben sechs, unten fünf niedrige Backenzähne, welche, abgesehen von den einfachen vordersten Prämolaren, nur je zwei Querjoche besitzen (Fig. 200).

Der aufsteigende Unterkieferast ist sehr breit, der *Humerus* plump, die starke *Ulna* vor dem *Radius* gelegen, sie und die Unterschenkel-

knochen sind verschmolzen und wie bei den †*Amblypoda* kurz, und die Hinterbeine sind steil aufgerichtet. Die *Fibula* gelenkt auch am *Calcaneus*, der *Talus* ist sehr niedrig und hat distal nur eine Gelenkfläche. Es handelt sich also um ziemlich spezialisierte Huftiere.

13. Ordnung: †Astrapotheria.

Eine wohl etwas heterogene Gruppe bilden kleine bis sehr stattliche Tiere aus dem Obermiocän bis Eocän (Santa Cruz- bis *Notostylops*-Stufe) Patagoniens. Ihr sehr unvollkommen bekannter Schädel ist anscheinend nicht besonders von dem der †*Toxodontia* (S. 215) verschieden, aber in der Ohrregion wenig oder nicht aufgebläht und gewöhnlich ohne sehr langen Gaumen.

Das Gebiß ist ursprünglich ganz vollständig und die lophodonten, nie prismatischen, aber doch öfters hochkronigen Backenzähne sind häufig denen der *Rhinocerotidae* sehr ähnlich. Manchmal, so bei den †*Homalodontotheriidae* gehen alle Zahnarten in der Form ineinander über (Fig. 201), aber die mittleren Schneidezähne können auch vergrößert, die seitlichen und die Eckzähne in Rückbildung begriffen sein, wie bei den †*Notostylopidae*, oder es sind, wie besonders bei den †*Astrapotheriidae*, die Eckzähne zu Hauern vergrößert (Fig. 219, S. 239).

Die Halswirbel sind kurz, die Beine plump, die *Ulna* ist nicht schwach, und die *Fibula* scheint nicht mit dem *Calcaneus* zu gelenken. Die *Carpalia* und wohl auch die *Tarsalia* alternieren, der meistens niedrige *Talus* ist distal etwas gerundet, und die fünf kurzen Zehen enden wahrscheinlich gewöhnlich in Hufen, bei den †*Homalodontotheriidae* sind jedoch die vorderen Zehen schlank und mit kleinen (?) Scharrkrallen versehen.

Fig. 201. †*Homalodontotherium Cunninghami Flower* (O. †*Astrapotheria*, †*Homalodontotheriidae*).
Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (wenig abgeändert aus Lydekker 1893). Linke Gaumenhälfte ohne J 1 von unten, $^1/_2$ ungefähr.

14. Ordnung: †Notoungulata.

Zahlreiche kleine bis stattliche Pflanzenfresser des Diluviums und Tertiärs von Argentinien gleichen in vieler Beziehung Nagetieren und †*Hyracoidea*, in manchem, z. B. in den lophodonten Backenzähnen, aber auch *Mesaxonia* und gewissen †*Astrapotheria*.

Ihr Schädel ist im wesentlichen primitiv, gestreckt und niedrig mit langem, knöchernem Gaumen, als Besonderheit ist aber sein Hinterhaupt durch eine hohle Auftreibung hinter der Ohrregion verbreitert. Der hohe Unterkiefer mit starker Symphyse hat im Gegensatz zu dem der Nagetiere hoch gelegene, quer gestreckte Gelenke.

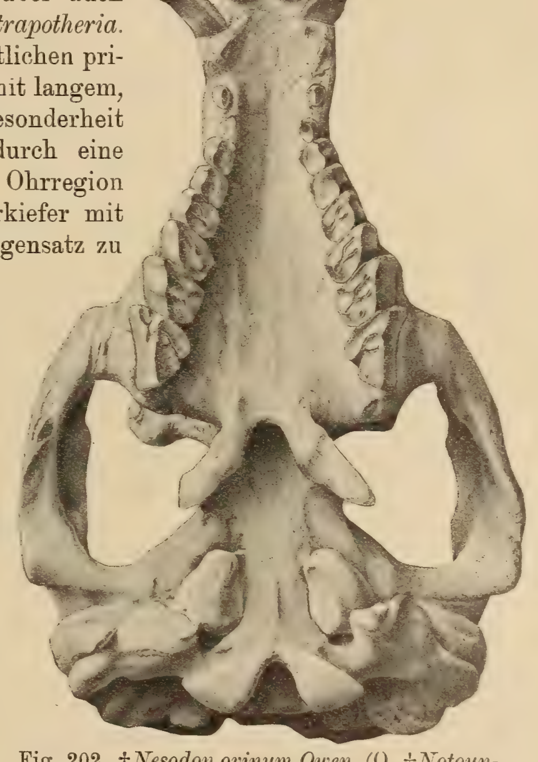


Fig. 202. †*Nesodon ovinum Owen* (O. †*Notoungulata*, †*Toxodontia*, †*Nesodontidae*). Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Lydekker 1891). Erwachsener Schädel von unten, $^1/_2$. J 1 und J 2 groß, J 3 (ausgefallen), C und P 1 sehr klein, P 2—M 2 Tal zwischen den zwei schrägen Querjochen durch das Abkauen innen geschlossen.

Das Gebiß ist in der Regel ganz vollständig in geschlossenen Reihen, aber die breiten mittleren Schneidezähne neigen zur Vergrößerung und werden stiftförmig unter teilweiser Rückbildung des Schmelzes, also nagezahnartig, die seitlichen, die niemals starken Eckzähne, sowie die vorderen Prämolaren können schwinden und so Diastemata entstehen. Die hinteren Prämolaren gleichen gewöhnlich den Molaren, welche oben eine Außenwand und zwei schräge Querjoche, unten zwei große gebogene Joche und oft noch eine Innenwand besitzen. Sie sind nur bei den geologisch ältesten †*Typotheria* niedrig, sonst hypselodont und dabei oben nach innen gekrümmt, unten nach außen, bei den †*Toxodontia* aber hier gerade (Fig. 202). Besonders bei letzteren sind sie oft mit Cement umkleidet, also spezialisiert.

Die Beine sind nur bei den größeren Formen plump, Unterarm

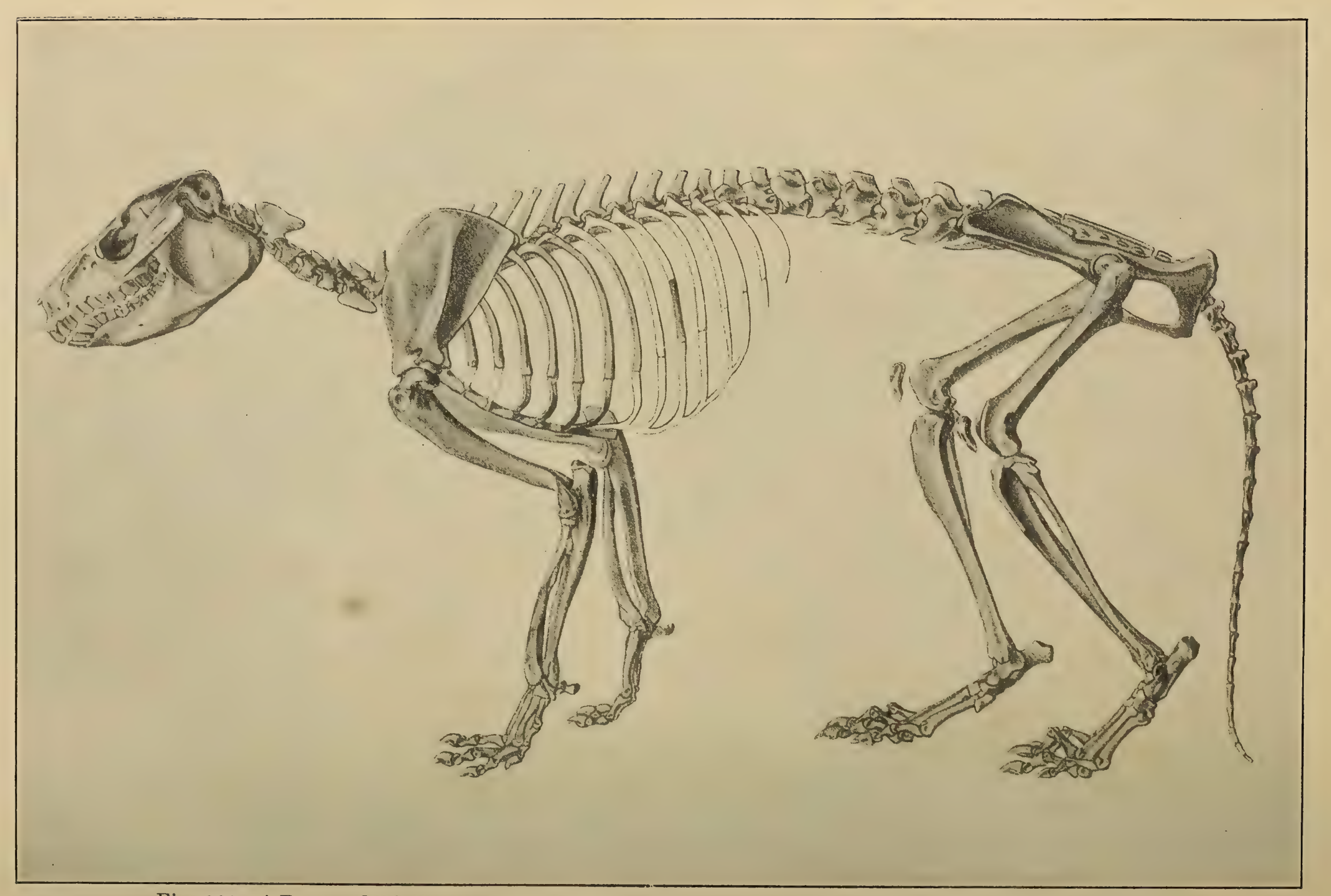


Fig. 203. †*Protypotherium australe Ameghino* (O. †*Notoungulata*, †*Typotheria*, †*Interatheriidae*).
Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Sinclair 1909). Skelettrekonstruktion seitlich, $^1/_3$ ungefähr.

und -schenkel gestreckt und die *Fibula,* die stets mit dem *Calcaneus* gelenkt, manchmal mit der *Tibia* verwachsen. Die *Carpalia* alternieren stets, die *Tarsalia* aber nicht oder nicht stark, und der *Talus* ist nur bei größeren †*Toxodontia* niedrig, bei all' diesen distal kaum bis ein wenig, bei †*Typotheria* aber sehr stark gewölbt. Die planti- bis digitigraden Füße haben nur bei den †*Typotheria* noch die fünfte Zehe und besitzen Hufe oder nagelartige Hufe (Fig. 203).

Die **Unterordnung** der †***Typotheria*** umfaßt die auch in der Größe besonders nagetierartigen Formen. Bei ihnen sind im Gegensatz zu allen Huftieren manchmal *Claviculae,* ferner in der Regel ein *Foramen entepicondyloideum* nachgewiesen, einige sollen auch noch erste Zehen haben, und alle haben keine echten Hufe, sondern gewöhnlich gestreckte Zehen mit spitzen Endgliedern und bewegten sich laufend, z. T. auch vielleicht springend fort (Fig. 203). Ihre größten und im Gebiß spezialisiertesten Angehörigen kennt man aus dem Diluvium Argentiniens, kleinere in mehreren Familien aus dem Tertiär Patagoniens. Die ältesten, unvollkommen bekannten aus dem dortigen Oligocän und Eocän (*Notostylops*-Stufe) haben bewurzelte Zähne in geschlossener Reihe, und manche davon sind unsicher in ihrer Zugehörigkeit.

Fig. 204. †*Nesodon Sullivani Owen* (O. †*Notoungulata,* †*Toxodontia,* †*Nesodontidae*).
Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Gaudry 1908). Linker Hinterfuß von vorn, 1/4 ungefähr. *a Tibia, b Fibula* mit *Calcaneus* gelenkend, *II—IV* Zehe mit Hufen.

Die andere **Unterordnung** †***Toxodontia*** umfaßt spezialisiertere, plumpe Formen, unter denen einige geologisch jüngere sogar ein Paar Stirnhöcker besitzen. Alle haben nur drei kurze, breit behufte Zehen (Fig. 204). Formen von mehr als Nashorngröße finden sich im Diluvium Argentiniens und dürftig auch in dem Zentralbrasiliens; mittelgroße, meist unvollkommen bekannte gehen in Patagonien bis in das Obereocän (*Astrapanotus*-Stufe) zurück (Fig. 202).

15. Ordnung: Hyracoidea.

Auf Felsen, seltener auf Bäumen in Afrika, Arabien und Syrien klettern die murmeltierähnlichen, kurzschnauzigen *Hyracidae,* die einst für Nagetiere gehalten wurden. Denn sie haben an den plantigraden Füßen keine echten Hufe, nagezahnartige Schneidezähne, keine Eckzähne und einen breiten Schädel mit geradem Profil, mit *Bullae* und knöchernen äußeren Gehörgängen. Aber ihr oberer Schneidezahn ist dreikantig und spitzig, unten sind je zwei vergrößerte Schneidezähne da

und im Milchgebiß sogar je drei, sowie ein Eckzahn. Die je sieben gleichartigen Backenzähne sind in ihren Jochen denen der Nashörner ähnlich und niedrig bis hochkronig, und die hochliegenden Gelenke des



Fig. 205. †*Mixohyrax niloticus Schlosser* (1911). (O. *Hyracoidea*, †*Pliohyracidae*). Unteroligocän (Fluviomarin-Stufe), Fajum, Ägypten. *A* Schädel von unten, etwa $^1/_3$. Schnauze und harter Gaumen lang, obere J 2, 3, untere J 3 und C klein. *B* Unterkiefer von links, $^1/_3$. Linker Ast und Ende der J abgebrochen, innen am Kiefer eigenartige Lücke.

hinten auffallend starken Unterkiefers sind quer gestreckt, die Augenhöhlen endlich hinten knöchern umgrenzt.

Die Beine zeigen keine Reduktionen außer der Daumen und der ersten und fünften Zehe hinten, die Hand- und meist auch die Fußwurzelknochen sind serial angeordnet, und die *Fibula* gelenkt nur an dem oben hochgewölbten, unten abgestutzten *Talus*.

Fast nur in größeren Kiefer- und Schädelresten bekannte Genera, von denen eines im Unterpliocän von Samos und Pikermi, mehrere im Unteroligocän Ägyptens gefunden sind, schließen sich als †*Pliohyracidae* an. Sie sind in manchem primitiver, haben die primitive Zahnformel

und oben außer dem großen Schneidezahn noch zwei kleine, sowie einen völlig prämolarartigen Eckzahn, und ihr knöcherner Gaumen ist lang (Fig. 205).

Bei den oligocänen, die meistens langschnauzig sind, sind die Backenzähne stets nieder, die Prämolaren in der Regel einfacher als die Molaren und manchmal sogar vier Höcker statt der Joche vorhanden.

16. Ordnung: Proboscidea.

Die Rüsseltiere sind stattliche bis sehr große Landbewohner, deren starkes Körpergewicht durch hohe, säulenförmig steil gestellte Beine mit digitigraden Klumpfüßen getragen wird.

Sie haben fast stets fünf kurze, mit hufartigen Nägeln versehene Zehen und fast seriale Knochenanordnung, nur ist im *Carpus* der mittlere obere Knochen (*Intermedium*) außer bei den lebenden Elefanten in der Regel stark verbreitert (Fig. 206). Abgesehen von der ausnahmsweisen Rückbildung der hinteren ersten Zehe finden sich keine, und die *Fibula* gelenkt außer mit dem niedrigen *Talus* auch mit dem *Calcaneus*.



Fig. 206. *Elephas †primigenius Blumb.* (O. *Proboscidea, Elephantidae*).
Quartär (Eisboden), Berosowka, Nordostsibirien (abgeändert aus Salenskj 1903). Rechter vorderer Mammut - Unterschenkel von vorn, $^1/_{20}$. Der schwächere *Radius* ist mit der starken *Ulna* gekreuzt, die Fußwurzelknochen alternieren deutlich, die erste Zehe ist rückgebildet, die fünfte schwächer als die mittleren. Bei anderen Mammutabarten sind die Phalangen weniger reduziert und alternieren die Fußwurzelknochen nicht so stark.

Der hohe, kurze, von einem kurzen Hals getragene Schädel, dessen *Orbitae* hinten nie geschlossen sind, verdankt seine Größe nicht der des Hirnes, sondern der starken Ausbildung von Luftzellen in seiner Knochenmittelschicht. Die Nasengänge steigen nach vorn an und münden hinter dem Schnauzenende nur wenig von kurzen *Nasalia* überdacht und mit nur schwachen Riechmuscheln versehen. Es hängt das wohl mit der Ausbildung des beweglichen Greifrüssels zusammen, die Höhe und Kürze des Gesichtsschädels aber vor allem mit der eigenartigen Gebißentwicklung.

Der zweite obere Schneidezahn ist nämlich zu einem ständig wachsenden Stoßzahn unter Rückbildung aller übrigen vorderen oberen und unteren Zähne vergrößert. Er ist nach vorn und oben gerichtet und fast schmelzlos, bei geologisch älteren Formen ist sein Schmelz aber vollständiger, und bei den alttertiären ist er hauerartig nach unten gerichtet. Bei vielen jungtertiären ragt in der verlängerten Unterkiefersymphyse auch je ein ähnlicher unterer Stoßzahn nach vorn, und bei

den ältesten obereocänen Formen finden sich außerdem noch kleine weitere Schneidezähne, sowie Eckzähne.

Hinter weiten Diastemata stehen dann die merkwürdigen Backenzähne. Wegen ihrer Größe rücken sie von hinten nach vorn statt von der Basis aus nach, werden also zuerst vorn abgekaut (Fig. 207); die Prämolaren sind völlig rückgebildet, und den drei Milchbackenzähnen folgen drei Molaren von hinten im Laufe des langen Lebens nach, so daß nur ein bis zwei gleichzeitig funktionieren (Fig. 208). Sie bestehen aus 7 bis fast 30 sehr hohen Querjochen, wobei Cement die tiefen Täler erfüllt und die ganze Außenseite umkleidet. So ist eine vorzügliche, große Reibfläche zum Zerkleinern beblätterter Zweige vorhanden, das durch eine Kaubewegung von hinten nach vorn, also ähnlich wie bei den simplicidentaten Nagern (S. 170), erfolgt. Bei den Vorläufern der Elefanten nimmt allmählich die Zahl der Querjoche und deren Höhe ab, und das Cement schwindet völlig, sodaß die durch Täler getrennten Querjoche oder Querreihen von Höckern deutlich hervortreten und bei den primitivsten nur in der Drei- bis Zweizahl vorhanden sind (Fig. 208).

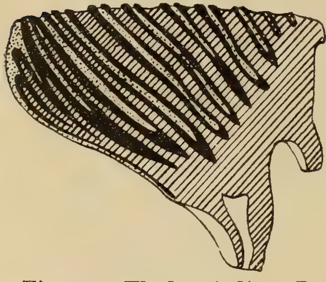


Fig. 207. *Elephas indicus L.* (O. *Proboscidea*, *Elephantidae*).
Rezent, Indien (aus Lull 1908). Schematischer Längsschnitt eines Backenzahnes, stark verkleinert, Dentin schraffiert, Schmelz schwarz, Cement getüpfelt. Vorn stark abgekaut, hinterste Querjoche noch nicht.



Fig. 208.

† *Mastodon* (*Tetralophodon*) *longirostris Kaup.* (O. *Proboscidea*, *Elephantidae*).
Unterpliocän (Belvedere-Schotter), Stättenhof, Niederösterreich (aus Vacek 1877). Linker Unterkieferast eines erwachsenen Tieres von oben, $^1/_8$. Symphysenende mit kleinem Stoßzahn abgebrochen, M 2 mit 4 Höckerquerreihen etwas abgekaut, M 3 mit fünf noch nicht ganz nachgerückt.

Mit dieser Verkleinerung und Vereinfachung der Backenzähne wird gleichzeitig ihre Zahl größer und der Zahnwechsel bei den geologisch ältesten normal. Sie haben vor den drei Molaren drei einfache Prämolaren, davor aber noch je ein langes Diastema (Fig. 209).

Die *Proboscidea* sind also zu einer ganz extremen Spezialisierung gelangt, und die rezenten stehen auch in der Ausbildung des Großhirnes

und der Geschlechtsorgane über den anderen Huftieren. Nur noch wenige Elefantenarten leben in den Urwäldern Südasiens und in den Wäldern, Savannen und Steppen Äthiopiens, ihnen schließen sich aber im Diluvium ihrer Wohngebiete und der ganzen Nordkontinente, sowie im Pliocän Europas und Südasiens weitere an, darunter die größten Landsäugetiere, auf Mittelmeerinseln jedoch auch diluviale Zwergformen. Besonders interessant ist das Mammut (*Euelephas* †*primigenius*, Fig. 212, S. 225), das durch ein Fettpolster und dichte Behaarung gegen Kälte geschützt und als Zeitgenosse ähnlich angepaßter Nashörner, wie der eiszeitlichen Menschen in den Nordkontinenten bis zu den neusibirischen Inseln und Nordalaska sehr weit verbreitet war (Fig. 206). †*Stegodon* im Diluvium und Pliocän Süd- und Ostasiens von Indien bis Java, Mindanao und Japan verbreitet, leitet dann in seinen niedrigen Backenzähnen, die nur sechs bis zwölf Joche und wenig Cement besitzen, zu den †*Mastodontinae* über. Ihre Backenzähne haben nur höchstens sechs Querjoche oder Höckerreihen und kein Cement an den niedrigen Kronen, ihre geologisch älteren Vertreter besitzen noch zwei bis drei Prämolaren, einen normalen Zahnwechsel und auch untere, noch mit etwas Schmelz bekleidete Stoßzähne (Fig. 208). Sie finden sich nicht nur in Afrika vom Diluvium bis Unteroligocän (Fig. 209), sondern auch im Pliocän und Miocän Europas, Belutschistans und Vorderindiens, im Pliocän des übrigen Asien, im Diluvium bis Mittelmiocän Nordamerikas und sogar auch im Diluvium Südamerikas bis in die Breite von Buenos Aires.

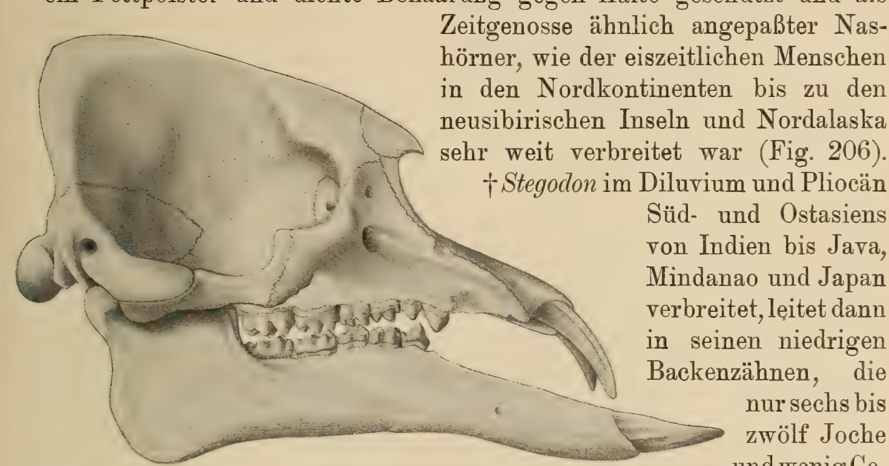


Fig. 209. †*Palaeomastodon Wintoni Andrews* (O. *Proboscidea*, *Elephantidae*).
Unteroligocän (Fluviomarin-Stufe), Fajum, Ägypten (abgeändert aus Andrews 1908). Schädel und Unterkiefer eines Individuums, $^1/_{10}$. Schädeldach und meiste Nähte ergänzt. *Praemaxilla* mit hauerartigem J 2, *Maxilla* mit höckerigem P 2—4, M 1—3, Nasenloch zurückgerückt mit sehr kurzem *Nasale*, Hirnschädel sehr hoch, Unterkiefer mit sehr langer Symphyse und J 2 als Stoßzahn, langem Diastema, höckerigen P 3, 4, M 1—3.

Die wenigen, nur unvollkommen bekannten †*Dinotherium*-Arten im Unterpliocän und Miocän Europas, sowie Ostafrikas und Südasiens haben als Hauptunterschied von ihnen nur untere, nach abwärts gerichtete

Stoßzähne und bloß zwei bis drei Querjoche auf den je fünf Backenzähnen (Fig. 135, S. 154).

Das nur etwa tapirgroße †*Moeritherium* endlich, wohl ein Sumpfbewohner, reiht sich im Unteroligocän und Obereocän Ägyptens zeitlich und gestaltlich den dortigen ältesten †*Mastodontinae* (Fig. 209) an. Es besitzt außer den vergrößerten Schneidezähnen unten noch einen, oben zwei und sogar noch einen kleinen Eckzahn, alle mit normalem Schmelz; die je drei ungefähr dreihöckerigen Prämolaren unterliegen wie jene einem normalen Zahnwechsel, und die Molaren lassen vier durch zwei Querjoche verbundene Höcker erkennen. Der Schädel zeigt, abgesehen von der Kürze der *Nasalia*, eine noch primitive Form ohne Verkürzung des Gesichts- und fast ohne Verdickung des Hirnschädels, und die Unterkiefergelenke sind nicht rundlich, sondern quer gestreckt (Fig. 210).

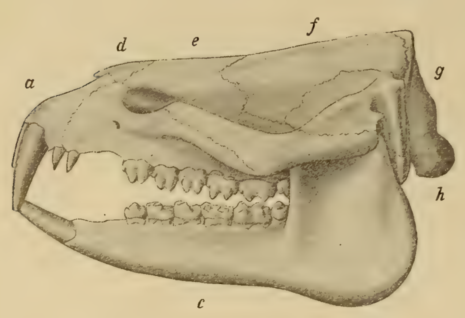


Fig. 210. †*Moeritherium Lyonsi Andrews* (1906). (O. *Proboscidea*, †*Moeritheriidae*). Obereocän (Kasr es Sagha-Stufe), Fajum, Ägypten. Schädelrekonstruktion, seitlich, ungefähr $^{1}/_{7,5}$. *a Praemaxilla* mit 3 J, J 2 vergrößert, *Maxilla* mit kleinem C, Diastema, P 2—4, M 1—3, *c* Unterkiefer mit 2 J, J 2 vergrößert, Diastema, P 2—4, M 1—3, *d* kurzes *Nasale*, *e Frontale* mit sehr schwachem Eck hinter der kleinen Augenhöhle, *f Parietale* mit Scheitelkamm, *g Supraoccipitale*, *h Condylus occipitalis*.

Die Beine sind schlank und waren wohl nicht steil gestellt, endlich sind statt der bei schweren, großen Tieren breiten *Ilia* noch recht schmale vorhanden (Fig. 221 *A*, S. 269).

17. Ordnung: Sirenia.

Die wenigen rezenten Seekühe gleichen in Vielem den Walen, so in ihrem spindelförmigen, einige m langen Körper, der sehr geringen Behaarung, den rückverlagerten Nasenlöchern mit rudimentären *Nasalia*, den sehr kurzen Halswirbeln, den flossenartigen Vorderextremitäten ohne *Claviculae*, den bis auf ein Becken- und Oberschenkelrudiment reduzierten Hintergliedmaßen, im Mangel eines Kreuzbeines und endlich im Besitz einer horizontalen Flosse am gestreckten Schwanz.

Aber sie leben an Meeresküsten und in angrenzenden großen Binnengewässern von weichen Wasserpflanzen und besitzen in ihrem Skelett, das ungewöhnlich dichte Knochen hat, manche Ähnlichkeit mit Huftieren, besonders den *Proboscidea*. Ihre ein wenig bis deutlich herabgebogene starke Schnauze ist mit hornigen Platten bewehrt, nur in der Jugend mit Schneidezähnen außer einem oberen, bleibenden Stoßzahn

bei *Halicore*, Eckzähne fehlen, und die Backenzähne sind schwach oder fehlen ebenfalls. Die vorderen sind einwurzelig und ein- bis dreihöckerig, die hinteren haben zwei Joche aus je zwei bis drei Höckern und bei *Halicore* statt des Schmelzes eine Cementkruste. Der Zahnwechsel endlich ist nicht normal.

Der etwas gestreckte Schädel ist oben abgeplattet, hat eine längliche Hirnhöhle und ist mit starken Jochbogen, einfachen Riechmuscheln und halbringförmigen *Tympanica* versehen.

Der plumpe Unterkiefer hat wie bei den Huftieren ein hochgelegenes Gelenk; die größtenteils zweiköpfigen, zahlreichen Rippen, von welchen zwei bis vier Paar zum Brustbein reichen, sind ziemlich dick. Endlich ist ein Ellbogengelenk vorhanden und normale fünf Finger, die *Carpalia* sind z. T. verschmolzen, und der *Radius* ist gebogen.

Der Vertreter der einen Familie, *Manatus*, der zu beiden Seiten des tropischen atlantischen Ozeans lebt, hat nur Backenzähne, die eigentümlicherweise ständig von hinten her durch ein wenig größere ersetzt werden, was übrigens auch bei einem Känguru Australiens vorkommt und etwas an den Zahnersatz der Elefanten (S. 218) erinnert. Fossile Verwandte kennt man nur in äußerst dürftigen Resten aus dem Diluvium und Pliocän des südöstlichen Nordamerika und Argentiniens und aus dem Oligocän Belgiens.

Die *Halicoridae*, von welchen bis in das 18. Jahrhundert ein zahnloses Genus an der Beringsstraße lebte, das andere mit oberen Stoßzähnen und in Reduktion befindlichen Backenzähnen versehene vom roten Meer bis Australien verbreitet ist, unterscheiden sich durch eine herabgebogene Schnauze, sowie durch die Form der *Scapula* und des Beckenrudimentes von jenen. An sie reihen sich im Pliocän bis Mitteleocän des Mittelmeergebietes und der nördlich angrenzenden Meere z. T. gut bekannte fossile Genera an (Fig. 211 und 221, S. 269).[1] Vielleicht gehören auch Schädelreste aus dem Eocän Jamaikas († *Prorastomus*), sowie Zähne aus dem Miocän Kaliforniens und ein Schädel wohl aus gleichalterigen Schichten Nipons (Japan) in diese Familiengruppe.

Bei diesen ist fast stets der erste obere Schneidezahn zu einem herabragenden Stoßzahn vergrößert, bei den eocänen Formen aber scheinen oben und unten je drei Schneidezähne und Eckzähne vorhanden zu sein und bei einigen, die eine sehr wenig herabgebogene Schnauze haben, kein Schneidezahn besonders groß zu sein. Die Prämolaren, die ein-

1) Die z. T. von mir selbst gesammelten Reste alttertiärer Halicoridae Ägyptens befinden sich seit Jahren zur Bearbeitung in Wien. Deshalb bin ich leider nicht in der Lage, auf Grund eigenen Studiums über sie zu urteilen.

wurzelig und einfacher als die Molaren zu sein pflegen, sind wie die Molaren mit Schmelz bedeckt und bei den eocänen Genera in der Vierzahl vorhanden, außerdem sollen aber bei diesen und manchen miocänen ein bis drei Milchzähne lange in Funktion bleiben und so scheinbar die Prämolarzahl vermehren. Die Molaren sind mehrwurzelig und mit zwei Querjochen aus je zwei bis drei Höckern versehen, bei der nordpazifischen Form (†*Desmostylus*) jedoch haben die Backenzähne hohe Kronen mit *Mastodon*-artigen Höckern.

Die ältesten Seekühe Ägyptens haben z. T. noch ziemlich große Nasenbeine, und ihr *Radius* ist relativ schwächer und weniger gebogen. Besonders interessant ist aber, daß bei den tertiären Mittelmeerformen das Becken, sowie wohl auch die Oberschenkel mit höherem geologischen Alter immer vollständiger werden, so daß es sich bei alttertiären an ein bis drei Sakralwirbel anschließt, eine deutliche Gelenkgrube für das *Femur* und zuletzt ein vom *Os pubis* und *Ischium* umschlossenes *Foramen obturatum* hat und dem des ältesten ägyptischen Proboscidiers †*Moeritherium* gleicht (Fig. 221, S. 269).

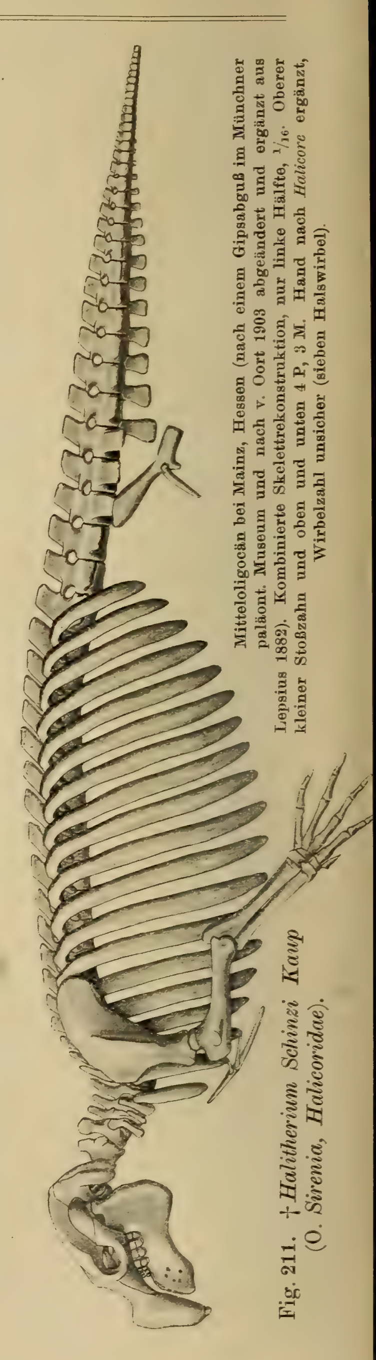


Fig. 211. †*Halitherium Schinzi Kaup* (O. *Sirenia, Halicoridae*). Mitteloligocän bei Mainz, Hessen (nach einem Gipsabguß im Münchner paläont. Museum und nach v. Oort 1903 abgeändert und ergänzt aus Lepsius 1882). Kombinierte Skelettrekonstruktion, nur linke Hälfte, $^1/_{16}$. Oberer kleiner Stoßzahn und oben und unten 4 P, 3 M. Hand nach *Halicore* ergänzt, Wirbelzahl unsicher (sieben Halswirbel).

Geologische und geographische Verbreitung und Entwicklung der Säugetiere.

Gegenwärtig, d. h. bevor die Kultur und speziell die Feuerwaffen des Menschen vernichtend eingriffen, spielen die Säugetiere allenthalben eine herrschende Rolle, aber nur boden- und baumbewohnende sind sehr formenreich, in der Luft, im Süßwasser und im Meere sind nur einige Gruppen vertreten, und auf Neuseeland, den ozeanischen Inseln und der Antarktis fehlen einheimische Land- und Süßwasserbewohner.

Nach deren geographischen Verbreitung kann man mehrere große Reiche und Regionen unterscheiden, die allerdings durch Mischgebiete verbunden sind.

Das australische Reich (*Notogaea*) mit seiner Fülle von Beuteltieren, den ausschließlich dort vorhandenen *Monotremata* und mit wenigen einheimischen Genera der *Monodelphia* ist davon das fremdartigste. Süd- und Mittelamerika nebst Westindien (*Neogaea*) beherbergen zwar auch einige *Marsupialia* und *Zalambdodonta* (*Insectivora*), vor allem aber finden sich *Xenarthra* (*Edentata*), die formenreichen *Hystricomorpha* (*Rodentia*), *Platyrhinae* (*Primates*), Tapire (*Perissodactyla*) und Lamas (*Camelidae*, *Artiodactyla*) ganz oder beinahe ausschließlich hier, während fast alle anderen *Insectivora* und *Simiae*, die *Effodientia*, Halbaffen, gewisse Raubtiere, die Antilopen, Rinder, Pferde, Nashörner, *Hyracoidea* und Elefanten fehlen.

Die übrigen Länder mit fast ausschließlich herrschenden *Monodelphia*, unter welchen vor allem *Insectivora*, *Rodentia*, *Carnivora fissipedia*, *Primates* und *Artiodactyla* formen- und individuenreich hervortreten, während *Monotremata*, *Marsupialia*, *Hystricomorpha* und *Xenarthra* ganz oder fast ganz fehlen, bilden das arktogäische Reich (*Arctogaea*). Südostasien nebst seinen Inseln mit *Manis* (*Effodientia*), vielen *Primates*, *Tragulus* (*Tragulidae*, *Artiodactyla*), Tapiren und Nashörnern (*Perissodactyla*) und Elefanten (*Proboscidea*) usw., ferner Afrika nebst Arabien südlich der großen Wüsten mit *Effodientia*, vielen *Primates* und sehr vielen *Artiodactyla* (*Hippopotamus*, *Tragulidae*, *Giraffidae*, zahlreichen *Antilopidae*), Nashörnern, *Equidae*, *Hyracoidea*, sowie Elefanten und mit seinem Mangel an *Marsupialia*, *Xenarthra*, Maulwürfen, Bären, *Procyonidae* und Hirschen, endlich Madagaskar nur mit herrschenden Halbaffen und einigen *Chiroptera*, Spitzmäusen (*Insectivora*), Mäusen (*Simplicidentata*), *Viverridae* (*Carnivora*), *Artiodactyla bunodontia* und wie Afrika und Westindien mit *Zalambdodonta* (*Insectivora*) bilden darin besondere Regionen, die orientalische, äthiopische und madagassische, gegenüber der holarktischen Hauptregion. In dieser fehlen *Marsupialia*, *Edentata*, *Megachiroptera*, hystricomorphe Nager und *Hyracoidea* fast ganz, *Prosimiae*, *Hylobatidae*, *Simiidae*, viele *Artiodactyla* (*Hippopotamidae*, *Tragulidae*, *Giraffidae*, viele *Pecora*), Tapire, Nashörner und Elefanten völlig, sonstige Nager, z. B. *Duplicidentata*, *Artiodactyla* (u. a. *Camelidae* und *Cervidae*) und *Carnivora fissipedia* wie *pinnipedia* sind aber reichlich vertreten.

Eine Aufklärung über die Ursachen dieser eigentümlichen Verteilung muß man von der Erdgeschichte, vor allem von der Paläontologie, erwarten.[1])

Fossil werden nun natürlich kleine und einzeln lebende Säugetiere

1) Über die im Laufe der Erdgeschichte wechselnde Verteilung von Meeren, Festländern und Inseln und die Klimaänderungen kann nur die Geologie Aufschluß geben.

Tabelle der geologischen Verbreitung der Säugetiere.[1]

Mesozoikum			Känozoikum			
			Tertiär			
Trias	Jura	Kreide	Alttertiär	Jungtertiär	Quartär	
						Europa
						Südasien
						Übriges Asien
						Nordafrika
						Äthiopien
						Madagaskar
						Nordamerika
						Mittel- u. tropisches Südamerika
						Südliches Südamerika
						Australisches Festland und Tasmanien
						Australische Inseln und Antarktis
						Arktis

[1]) Mit dünnen Linien ist die Kenntnis weniger und meistens sehr dürftiger Säugetierreste, mit dicken die relativ zahlreicher und vollständiger angegeben.

viel seltener gefunden als mittelgroße oder gar stattliche und als Herdentiere; nur ein kleiner Teil der fossilen Arten ist in vollständigen Skeletten oder auch nur in ganzen Schädeln bekannt, die meisten sind bloß auf Gebißteile und Zähne begründet. Vor allem aber zeigt die Tabelle, daß wir bezüglich der einstigen Säugetierfaunen der Tropen, der Arktis,[1]) Antarktis, sowie des australischen und madagassischen Gebietes noch ganz am Anfange unseres Wissens stehen, von denen des mittleren und älteren Tertiärs Asiens und Äthiopiens so gut wie nichts kennen und über die mesozoischen überhaupt noch äußerst wenig. Wenn wir aber auch nur über die tertiären Faunen West- und Mitteleuropas, des mittleren und südlichen Nordamerika, sowie Patagoniens ziemlich gut unterrichtet sind und deshalb bloß ein sehr unvollkommenes und lückenhaftes Bild der früheren Gesamtverhältnisse entwerfen können, so lassen sich doch schon außerordentlich wichtige, z. T. überraschende positive Ergebnisse und Schlüsse mitteilen.

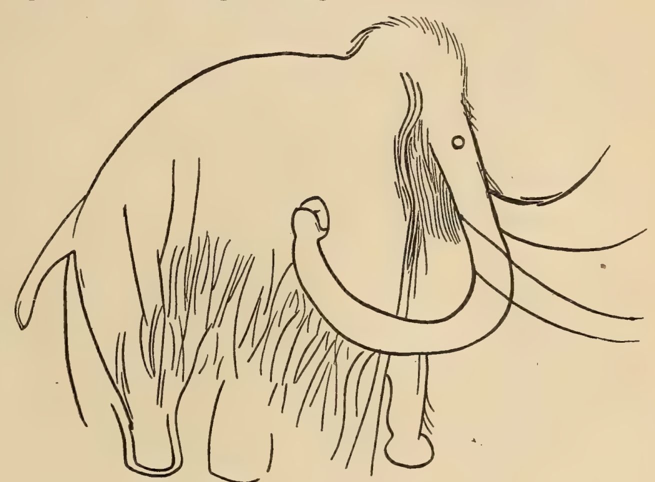


Fig. 212. †*Elephas primigenius Blumenb.* (O. *Proboscidea, Elephantidae*).
Diluvium, Höhle von Combarelles, Département Dordogne (aus Capitan und Breuil 1902). Von diluvialen Menschen in die Höhlenwand eingravierte Zeichnung des Mammut, 1/9. Der lange Rüssel, hohe Schädel, die langen gebogenen Stoßzähne, die langen Haare und der dicke Schwanz sind bemerkenswert.

Im **Diluvium** finden wir zwar eine den jetzigen Faunen der Regionen und Reiche ähnliche Säugetierwelt, aber doch mit erheblichen tiergeographischen Unterschieden und mit viel größerem Formenreichtum. Erstere hängen wahrscheinlich vor allem mit den Eiszeiten und Zwischeneiszeiten der Periode zusammen, z. B. wenn wir in Mitteleuropa, allerdings nicht stets gleichzeitig, Flußpferde, Löwen und *Machaerodus* (*Felidae*), sowie Hyänen und *Cynopithecidae* neben Bären, den der Kälte angepaßten Nashörnern (S. 205) und Mammuten (S. 219, Fig. 212), jetzt

1) Die nördlichsten Säugetierfundorte des Tertiärs sind oligocäne im südwestlichen Kanada bis zum 50° und in Norddeutschland bis zum 55° nördlicher Breite.



Fig. 213.
†*Hipparion gracile Kaup* (U. O. *Perissodactyla, Equidae*).
Unterpliocän, Pikermi bei Athen (aus Gaudry 1867). Rechter Hinterfuß von vorn, $^{1}/_{6}$. *Talus* oben mit ausgefurchter Gelenkrolle, distal abgestutzt, *Calcaneus* ohne Gelenk für *Fibula*, zweites bis viertes *Metatarsale* sehr gestreckt, seitliche in Rückbildung, zweite und vierte Zehe Afterzehe, nur der Huf der dritten berührt den Boden.

östlichen und nordischen Tieren wie Springmaus, Elch, Renntier, Moschusochse und Saiga-Antilope und heutigen Hochgebirgsbewohnern, wie Steinböcken, Gemsen und Murmeltieren vorfinden. Auffällig ist aber die sehr große Zahl nicht mehr lebender Arten, ja selbst Genera und ganzer Gruppen, z. B. vor allem von *Xenartha*, †*Notoungulata* und †*Litopterna* in Südamerika, ferner die weite Verbreitung von Hyänen, Flußpferden und Nashörnern in der alten Welt, von säbelzähnigen Tigern (†*Machaerodontinae*), *Camelidae*, *Equidae* und *Elephantidae* auch in ganz Amerika und endlich das starke Hervortreten von Riesenformen, so unter den Beuteltieren (Fig. 143, S. 166) in Australien, den Halbaffen in Madagaskar, den *Xenarthra* (Fig. 153, S. 174), †*Toxodontia* und †*Macrauchenia* (†*Litopterna*) in Südamerika und von *Xenarthra* und Riesenbibern in Nordamerika. Endlich ist bemerkenswert, daß Menschen und ihre Steinzeitkulturen im Diluvium schon weit verbreitet waren.

Im **Pliocän** treten nicht mehr lebende Genera und Gruppen stark hervor, und es gibt keine jetzt noch lebenden Arten. Für die alte Welt ist die weite Verbreitung und reiche Entfaltung einer unterpliocänen Fauna charakteristisch, die der jetzigen äthiopischen Steppenfauna am ähnlichsten ist, mit zahlreichen *Hyaenidae*, *Viverridae*, †*Machaerodontinae*, Antilopen, *Giraffidae*, *Rhinocerotidae*, den ? jüngsten großen †*Chalicotheriidae*, †*Mastodontinae* und den jüngsten und größten †*Dinotheriidae* (S. 219), in Vorderasien auch mit *Orycteropus* (*Effodientia*), sowie den letzten †*Pliohyracidae* (*Hyracoidea*) usw. Sie wird wegen des Hervortretens eines mit Afterzehen versehenen *Equiden*-Genus (Fig. 213 und 192, S. 206) als *Hipparion*-Fauna bezeichnet. Auch Tapire und *Simiae* finden sich weit verbreitet, außerdem die ältesten *Leporidae* und *Camelidae* der alten Welt, sowie mehr im Norden und Westen die ältesten echten Hirsche, in Indien speziell die ältesten Rinder und *Hippopotamidae*, †*Stegodon* und *Elephas*, die man überhaupt kennt.

Auch in Nordamerika kommen *Leporidae*, säbelzähnige Tiger, *Camelidae*, Antilopen, Tapire, *Rhinocerotidae* und †*Mastodontinae*, sowie dem †*Hipparion* entsprechende *Equidae* vor, daneben aber auch die jüngsten †*Merycoico-*

dontidae, †*Glyptodontia* und †*Gravigrada* (Fig. 138, S. 158), und in Südamerika treten neben zahlreichen *Xenarthra* und den eigenartigen Huftieren †*Notoungulata* und †*Litopterna* die ältesten von dort bekannten *Carnivora*, *Perisso-* und *Artiodactyla* und †*Mastodontinae* auf.

Im **Miocän**, in dessen jüngerem Abschnitt nach den Befunden in West- und Mitteleuropa, Nordamerika und Patagonien die reichste Entfaltung der Säugetiere fällt, treten noch lebende Gattungen ganz zurück.

Aus Europa, Nordamerika und Patagonien kennt man die ältesten *Mysti-* und *Denticeti*, unter denen primitivere Verwandte der Flußdelphine (Fig. 230, S. 283) und die †*Squalodontidae* (Fig. 169, S. 186) herrschen, besonders aus Südeuropa auch *Halicoridae* in ziemlicher Zahl und aus Nordamerika die dürftigen ältesten *Pinnipedia*, sowie sehr spärliche Seekuhreste. Sehr viel größer ist aber die Rolle der Landsäugetiere.

Südamerika steht in seiner Landfauna, die man allerdings nur aus Patagonien kennt, der Arctogäa völlig fremdartig gegenüber. Denn abgesehen von wenigen *Didelphyidae* (Fig. 140, S. 163), *Hystricidae* und *Effodientia* Europas kennt man *Marsupialia*, *Hystricomorpha* und *Edentata* (Fig. 151, S. 172) nur von dort und zwar in reicher Entfaltung, daneben außer wenigen *Cebidae* (*Primates*) und einem *Zalambdodonten* (*Insectivora*, Fig. 156, S. 176) in starker Formen- und Individuenmenge die ausschließlich südamerikanischen Huftiergruppen der †*Notoungulata* (Fig. 202 und 203, S. 213), †*Astrapotheria* (Fig. 201, S. 201) und †*Litopterna* (Fig. 231, S. 290). Es sind nur ausgestorbene Genera, und die Huftiere sind z. T. sehr stattlich und hoch spezialisiert, z. B. vielfach mit prismatischen Zähnen und nur mit drei bis einer Zehe versehen (Fig. 204, S. 215), doch fehlen Formen mit größeren Hörnern oder mit Geweihen völlig.

Auf die Arctogäa beschränkt erscheinen also die übrigen *Insectivora*, *Primates* und *Rodentia* und die reiche Menge der *Carnivora fissipedia*, *Artio-* und *Perissodactyla* und *Proboscidea*. Bei der sehr geringen Kenntnis afrikanischer und asiatischer Miocänfaunen, unter denen die jüngsten †*Anthracotheriidae* (*Artiodactyla*), sowie *Rhinocerotidae*, †*Mastodontinae* und †*Dinotheriidae* (*Proboscidea*) als auch in Europa verbreitet erwähnenswert sind, kann man darin nur Europa und Nordamerika vergleichen. Beide haben zwar vieles gemeinsam, wie besonders die meisten Familien der *Carnivora*, die *Tapiridae*, *Rhinocerotidae*, †*Chalicotheriidae*, *Equidae* und die formenreichen *Suidae*, die †*Mastodontinae*, sowie manche Genera, sie zeigen aber doch bemerkenswerte Unterschiede, und zwar nicht nur in Einzelheiten. Denn die *Leporidae* (*Duplicidentata*), die ältesten *Procyonidae* (Fig. 16, S. 13), die †*Merycoicodontidae*, †*Leptomerycidae*, †*Merycodontidae* und *Camelidae* (*Artiodactyla*) erscheinen auf Nord-

amerika beschränkt, dagegen die *Ochotonidae, Hystricidae, Erinaceidae, Viverridae,* die ältesten *Ursidae* (*Fissipedia*), *Cynopithecidae* und *Hylobatidae* (*Primates,* Fig. 174, S. 191), die jüngsten †*Anthracotheriidae* und †*Caenotheriidae,* die ältesten Antilopen, die *Tragulidae* (*Artiodactyla*) und die †*Dinotheriidae* auf Europa oder doch auf die alte Welt (Fig. 135, S. 154). Während in letzterer also tiergeographische Regionen noch kaum zu unterscheiden sind, ist Nordamerika als besondere Region ihr gegenüber anzusehen.

Neben ausgestorbenen Huftierfamilien treten in beiden Gebieten vor allem primitivere Angehörige rezenter Familien hervor, in Europa großenteils Formen, deren nächste Verwandte jetzt in wärmeren, meist bewaldeten Gegenden der alten Welt leben, wie z. B. *Viverridae* (*Fissipedia*), *Hylobatidae, Tragulidae, Tapiridae, Rhinocerotidae* und *Elephantidae.* Wir finden unter den Huftieren keine sehr komplizierten Schädelfortsätze, wenn schon die ältesten geweihtragenden *Cervicornia* (Fig. 185, S. 200) und mit Hörnern versehenen *Rhinocerotidae* neben zahlreichen Verwandten, die keine solchen Spezialisierungen zeigen, auftreten. Hochkronige Molaren spielen auch keine Rolle, und die zwei Seitenzehen der *Equidae* berühren eben noch den Boden. Mittelgroße zierliche Huftiere gibt es eine ganze Anzahl, auch stattliche und plumpe; Riesenformen spielen aber keine Rolle.

Im **Oligocän**, in dem man fast nur aus Europa, Nordamerika, Patagonien und Ägypten fossile Säugetiere kennt, treten nicht mehr lebende Säugetiergruppen und Familien stark hervor, und fast nur nahe Verwandte primitiverer rezenter Genera erinnern noch an die Gegenwart.

Abgesehen von dem Individuenreichtum der *Halicoridae* (Fig. 211, S. 222) in Europa ist unsere Kenntnis der marinen Säugetiere eine äußerst dürftige, denn sie beschränkt sich auf die sehr spärlichen Reste der ältesten †*Squalodontidae* aus Europa und dem südöstlichen Nordamerika.

Die allerdings nicht sehr gut bekannte patagonische Landfauna beweist ihre vollständige Eigenart durch das Vorhandensein der jüngsten fraglichen †*Multituberculata* neben *Poly-* und *Diprotodontia,* der ältesten dortigen *Hystricomorpha,* der *Loricata* und †*Gravigrada,* der großen †*Pyrotheria* (Fig. 200, S. 211), von †*Notoungulata* mit schon prismatischen Backenzähnen, von stattlichen †*Astrapotheria* (Fig. 219, S. 239) und dreizehigen †*Litopterna.* Doch kennt man aus Europa und Nordamerika ebenfalls *Polyprotodontia* (*Didelphyidae*), aus ersterem auch Reste von *Hystricomorpha* und dürftige der ältesten *Effodientia,* und wichtig ist der Fund eines Beuteltieres in Tasmanien als ältester Säugetierrest aus dem australischen Reich.

Für die Arktogäa bezeichnend ist die weite Verbreitung und Häu-

figkeit der jüngsten †*Creodontia* (†*Hyaenodontidae*) und der z. T. stattlichen †*Anthracotheriidae* (*Artiodactyla* Fig. 180, S. 198).

Im Übrigen scheint Afrika damals eine besondere Region gebildet zu haben, denn es hat keine Art und nur wenige Genera mit den anderen Gebieten gemeinsam, man fand dort nichts von sonstigen *Artiodactyla* und den ebenfalls anderwärts schon reich entfalteten *Fissipedia* und *Perissodactyla*, und die ältesten bekannten *Simiae*, †*Mastodontinae* (Fig. 209, S. 219), die reich entfalteten †*Hyracoidea* (Fig. 205, S. 216) und das seltsame, große †*Arsinoitherium* (Fig. 214, S. 230) waren ihm eigen.

Aber auch Europa und Nordamerika sind wie im Miocän trotz vieler gemeinsamer Gruppen und Genera als besondere Regionen anzusehen. Denn die ältesten *Zalambdodonta* (*Insectivora*), *Leporidae* (*Duplicidentata*), die formenreichen †*Merycoicodontidae*, die †*Agriochoeridae* (Fig. 218, S. 238), †*Leptomerycidae*, *Camelidae* (*Artiodactyla*), sowie die durch Schädelfortsätze ausgezeichneten †*Protoceratidae* (Fig. 177, S. 194) und großen †*Titanotheriidae* (*Perissodactyla*, Fig. 15, S. 12) kennt man nur aus Nordamerika, dagegen *Ochotonidae* (*Duplicidentata*), *Anomaluroidea* und *Myoidea* (*Simplicidentata*), *Effodientia*, *Chiroptera*, *Viverridae*, †*Anoplotheriidae*, †*Xiphodontidae*, †*Caenotheriidae*, *Tragulidae* und †*Gelocidae* (*Artiodactyla*), endlich †*Chalicotheriidae* (*Perissodactyla*) ausschließlich aus Europa.

In beiden Gebieten fand man die ältesten *Sciuridae*, *Castoridae*, *Cricetidae* (*Simplicidentata*), *Felidae* und *Mustelidae* (*Fissipedia*). *Fissipedia* und im ganzen primitive *Artiodactyla* ohne Geweihe, mit niederen Zähnen und selten mit *Canon*-Beinen und stark hervortretende *Perissodactyla* spielen die Hauptrolle. Letztere sind alle drei- bis vierzehig und haben niedrige Backenzähne, sind aber mannigfaltig differenziert.

Aus dem **Eocän** kennt man die ältesten und primitivsten Seesäugetiere, †*Archaeoceti* (Fig. 170, S. 187) und *Sirenia*, bloß aus Ägypten, Europa und dem südlichen Nordamerika, Landsäugetiere in größerer Zahl nur aus Nordamerika, Europa und unvollkommen aus Patagonien.

Südamerika nimmt darnach auch damals eine Sonderstellung ein, denn man findet nur fragliche †*Multituberculata*, die ältesten sicheren *Xenarthra* (*Dasypodidae* und †*Gravigrada*), †*Pyrotheria*, †*Astrapotheria*, sowie †*Notoungulata* und †*Litopterna*, die z. T. Höckerzähne haben; anscheinend hat es aber die *Polyprotodontia* und †*Condylarthra* mit den Nordkontinenten gemeinsam, und in Nordamerika kommen *Xenarthra*-artige Formen, die †*Ganodonta*, vor.

Ob Afrika wegen des alleinigen Besitzes des ältesten *Proboscidiers* (Fig. 210, S. 220) von Europa abzutrennen, Vorderindien wegen des Fundes sehr dürftiger Reste von *Perisso-* und *Artiodactyla* ihm anzureihen ist,

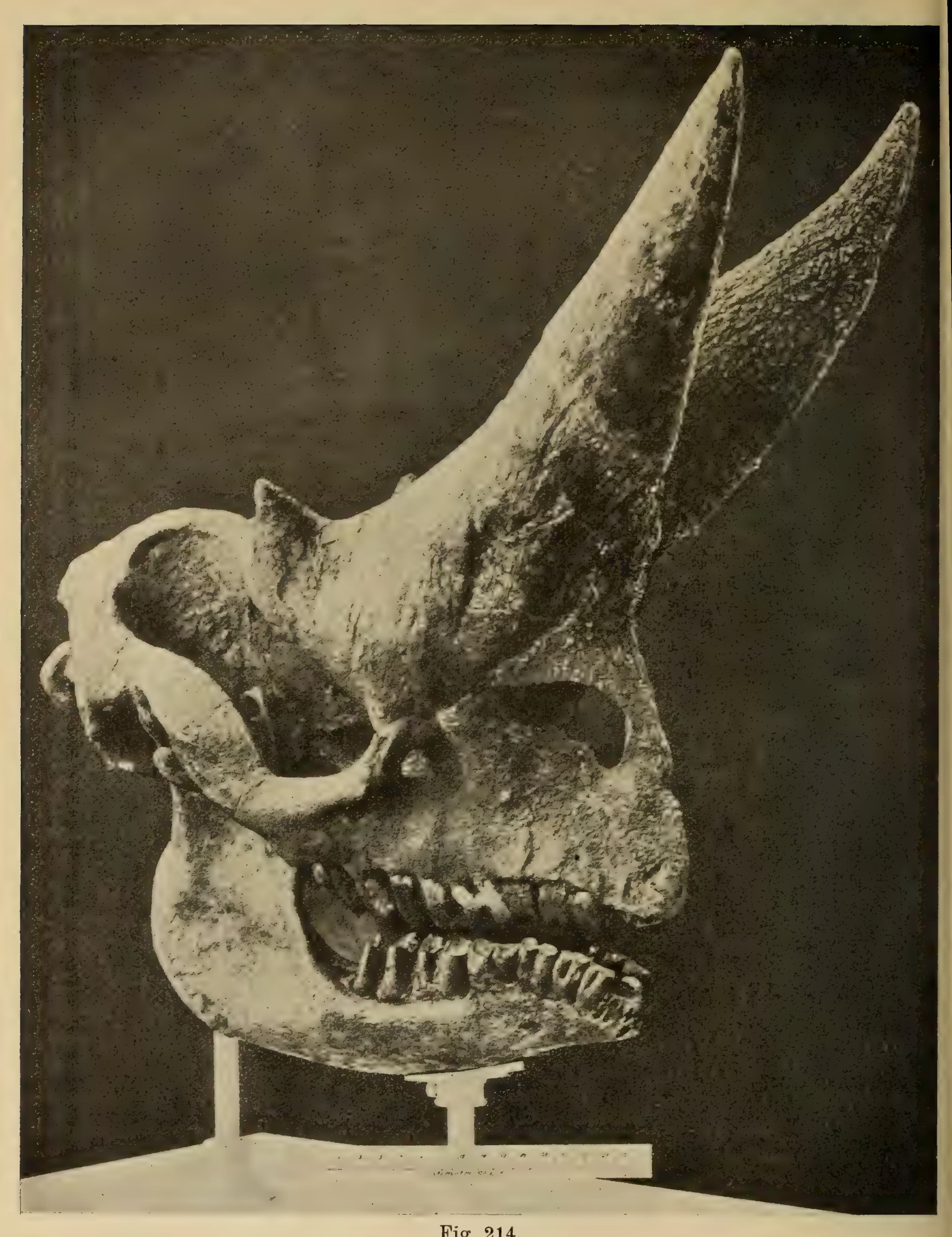


Fig. 214.
† *Arsinoitherium Zitteli Andrews* (1906). (O. ? *Amblypoda*, U. O. † *Embrithopoda*).
Unteroligocän (Fluviomarin-Stufe), Fajum, Ägypten. Schädel und Unterkiefer von vorn, stark verkleinert.

muß dahingestellt bleiben, jedenfalls erscheinen aber Nordamerika und Europa wenigstens im Untereocän in etwas engerer gegenseitiger Beziehung als im Mitteltertiär.

Immerhin sind nicht nur die Arten und meisten Genera, sondern auch manche Gruppen jedem eigen, denn einige ausgestorbene Familien der *Insectivora,* die † *Ganodonta,* die Mehrzahl der † *Amblypoda* († *Dinocerata*), † *Condylarthra* und *Tapiridae,* † *Helaletinae,* † *Hyracodontinae,* † *Titanotheriidae* (*Perissodactyla*), ferner die ältesten † *Elotheriidae,* † *Merycoicodontidae,* † *Agriochoeridae* und *Camelidae* (*Artiodactyla*) kennt man nur aus Nordamerika; dagegen die ältesten *Microchiroptera, Viverridae, Suidae,* † *Anoplotheriidae,* † *Anthracotheriidae,* † *Xiphodontidae,* † *Caenotheriidae,* † *Gelocidae,* auch die meisten † *Dichobunidae* (*Artiodactyla*), endlich die ältesten † *Lophiodontinae* und † *Chalicotheriidae* (*Perissodactyla*) erscheinen auf Europa beschränkt.

Beiden gemeinsam sind aber *Didelphyidae,* die ältesten sicheren Nagetiere (*Sciuromorpha* und *Anomaluroidea*) und dilambdodonten *Insectivora,* die † *Tillodontia,* viele † *Creodontia,* die ältesten *Fissipedia* (*Canidae*) und *Prosimiae,* ferner die jüngsten † *Condylarthra* und † *Amblypoda* (Fig. 131, S. 148) und endlich die ältesten gut bekannten *Artiodactyla* und *Perissodactyla,* welch' letztere eine ziemlich große Rolle spielen.

Die Säugetierfauna beider Gebiete trägt einen primitiveren Charakter als die gleichzeitige patagonische, speziell die Huftiere in ihrem Gebiß und ihren Beinen, doch sind im Obereocän viel höher stehende Formen vorhanden als im unteren, z. B. treten in ihm zum ersten Male *Chiroptera* und *Fissipedia* auf und die *Artiodactyla* hervor; auch sind die stattlichen letzten † *Tillodontia* (Fig. 158, S. 177), die † *Ganodonta* und vor allem die großen † *Dinocerata* (Fig. 197, S. 209) Nordamerikas eigenartig spezialisierte Formen.

Im **Paleocän** fand man nur in Neumexiko und Montana reichlichere, in Westeuropa dürftige Säugetierreste, während patagonische noch nicht genügend bekannt sind. Nordamerika und Europa erscheinen im Besitz mehrerer gemeinsamer Gattungen und Gruppen, nämlich der jüngsten † *Multituberculata* (Fig. 145, S. 167), fraglicher *Insectivora,* von † *Creodontia* und † *Condylarthra,* ziemlich eng verbunden, aber † *Mixodectidae* (? *Insectivora*), sowie primitive † *Ganodonta* (Fig. 154, S. 175) und † *Amblypoda* fand man nur in Nordamerika, dürftige unsichere Reste ältester *Artio-* und *Perissodactyla* nur in Europa.

Die ganze Fauna macht einen äußerst primitiven Eindruck, nur die größten † *Multituberculata* und wenige † *Creodontia* von Bärengröße erscheinen spezialisiert, die allermeisten Säugetiere sind klein und haben

fast alle die primitive Gebißformel, einfache Prämolaren, niedrige, gewöhnlich trituberkuläre Molaren (Fig. 167, S. 183), primitive Schädel ohne Fortsätze und auch, soweit bekannt, primitive, fünfzehige, planti- oder semiplantigrade Beine ohne Verwachsungen oder Reduktionen und fast stets mit einem *Foramen entepicondyloideum* im *Humerus*.

Aus dem **Mesozoikum** kennt man bisher noch kein vollständiges Skelett und keinen ganzen Schädel oder auch nur ein ganzes Bein eines Säugetieres, sondern fast nur einzelne Zähne und Kieferstücke von geringer bis sehr geringer Größe.

Solche Reste aus der obersten Kreide Nordamerikas bezeugen das Vorhandensein von †*Multituberculata* und †*Trituberculata*, wahrscheinlich von *Polyprotodontia Insectivora* oder †*Creodontia*, vielleicht auch von †*Amblypoda*, während gleichzeitig in Patagonien *Didelphyidae* vertreten zu sein scheinen.



Fig. 215. †*Plagiaulax minor Falconer* (O. †*Multituberculata*, †*Plagiaulacidae*).
Oberster Jura (Purbeck-Stufe), Dorsetshire, England (aus Owen 1871). *A* Unterkiefer $^1/_1$. *B* Unterkieferstück, $^3/_1$, mit J, P 1—4, letzte zwei mit geriefter Kante, M 1, 2. *C* Die 2 höckerigen Molaren von oben, $^6/_1$.

Die in der untersten Kreide Nordamerikas vorkommenden Gruppen der †*Multituberculata*, †*Triconodonta* und †*Trituberculata* sind sehr dürftig auch in gleichalterigen, besser in oberstjurassischen und mitteljurassischen Schichten Englands vertreten (Fig. 215). Als älteste Reste sind endlich aus der oberen Trias die †*Dromatheriidae* (Fig. 142, S. 165) Nordamerikas und die †*Multituberculata* Südafrikas und Westeuropas zu nennen.

Trotz ihrer Geringfügigkeit sind diese Reste doch von großer Bedeutung, denn sie beweisen, daß die Säugetiere schon in der oberen Trias sehr weit verbreitet und in stark verschiedene, wenn auch nieder stehende Gruppen differenziert waren. Sehr beachtenswert ist auch, daß die an der Grenze von Jura und Kreide vorkommenden Reste keine großen Unterschiede der damaligen westeuropäischen und nordamerikanischen Säugetierfauna andeuten, und daß trotz der großen zeitlichen Unterschiede selbst die Formen der jüngsten Kreide nur eine geringe Entwicklung der mesozoischen Säugetierwelt erschließen lassen.

Damit wird es mit dem Beginn des Känozoikums ganz anders, denn die Entwicklung der Säugetiere ist hier eine äußerst rasche und mannigfaltige, so daß die fossilen Reste die Unterscheidung einer großen Zahl von zeitlichen Unterstufen und von tiergeographischen Provinzen erlauben, auf die natürlich hier nicht eingegangen werden konnte. So weit Säugetier-Reste also nicht zu selten und zu wenig sicher bestimmbar sind,

stellen sie vorzügliche Leitfossilien für den stratigraphischen Geologen dar, und die obigen kurzen Ausführungen beweisen wohl genügend, daß selbst schon bei dem jetzigen unzureichenden Stande der Kenntnisse tiergeographische Reiche und Regionen mindestens vom Eocän an gut zu unterscheiden sind.

Von der Geschichte des australischen Reiches und der madagassischen Region wissen wir allerdings fast nichts direktes, das südamerikanische Reich war aber, abgesehen von geringen Beziehungen im Eocän, von den anderen Gebieten bis in das Pliocän anscheinend völlig abgetrennt, seine Fauna nahm deshalb eine eigenartige und frühe Entwicklung. Speziell die Huftiere erreichten dort früher gewisse Spezialisierungen im Gebiß und in den Füßen als auf den Nordkontinenten, vielleicht weil sie sich dort eher an ein Leben in Steppen mit harter Grasnahrung anpassen mußten als im Norden, wo dies erst vom Mitteltertiär an der Fall gewesen zu sein scheint. Erst im Pliocän erfolgte eine starke Einwanderung von Nordamerika aus und endlich durch das Aussterben vieler diluvialer Formen die Herausbildung der jetzigen Zustände.

Bei der Beurteilung der Faunengeschichte der Arctogäa ist es allerdings sehr mißlich, daß man die alttertiären Faunen eines so gewaltigen Festlandes wie Asien nicht und seine jungtertiären nur unvollkommen kennt, denn es liegt nahe, zu vermuten, daß von dort wechselseitig Europa und Nordamerika beeinflußt wurden. Immerhin steht ziemlich fest, daß die beiden letzteren im ältesten Tertiär direkte oder indirekte Beziehungen hatten, die noch im älteren Eocän fortdauerten, im Oligocän sich wieder verstärkten, dann aber sehr gering wurden. Erst vom Pliocän an, wo auch der Formenaustausch zwischen Süd- und Nordamerika stattfand und in der alten Welt nur Madagaskar isoliert gewesen zu sein scheint, näherten sie sich wieder.

Afrika dürfte nur im Alttertiär seine besondere Entwicklung gehabt haben. Im Oberpliocän und Diluvium verlor dann Europa und später auch Nordafrika seine Ähnlichkeit mit Äthiopien vor allem durch Verlust von Formen, und in ähnlicher Weise dürfte sich erst spät der heutige Unterschied der orientalischen Region von Äthiopien, sowie von der holarktischen Region herausgebildet haben.

Über die **Stammesentwicklung der Säugetiere** sind wir natürlich noch ungenügend und recht ungleichartig unterrichtet. Wenn auch vieles in ihrer Organisation und derjenigen der †*Theriodontia* (S. 111) auf eine Abstammung von derartigen Reptilien hinweist und die ältesten bekannten Säugetiere in ihrem geologischen Auftreten und in ihrem Gebiß dem nicht widersprechen, so sind diese doch zu wenig bekannt und den *Mar-*

supialia anscheinend zu ähnlich, als daß man von mehr als einer wahrscheinlichen Annahme sprechen kann.

Leider weiß man ja über die Vorläufer der reptilähnlichsten Säugetiere, der *Monotremata*, gar nichts und über die der *Marsupialia* noch sehr wenig. Gleichwohl ist schon bezeugt, daß gerade diese niedere Säugetiergruppe im Mesozoikum und noch bis in das Mitteltertiär bedeutend weiter verbreitet war als jetzt, und zwar besonders in Formen, die den *Polyprotodontia* ein- oder anzureihen sind. Ferner waren im Tertiär Südamerikas Verwandte des *Caenolestes*, also Formen, die von ihnen zu den australischen †*Diprotodontia* vermitteln, reicher entwickelt und von Raubbeutlern begleitet, die als Vorfahren australischer in Betracht kommen. Auch sprechen dort gemachte Funde für die Richtigkeit der Annahme, daß die Beuteltiere ursprünglich Baumbewohner mit opponierbaren ersten Zehen waren.

Aber neben den ältesten, wohl insektenfressenden Beuteltieren sind bis in das Alttertiär die †*Multituberculata* weit verbreitet, die wahrscheinlich wie Ratten omnivor waren (Fig. 215, S. 232), und über deren stammesgeschichtliche Bedeutung noch Unklarheit herrscht.

Bezüglich der *Monodelphia* müssen wir schon deshalb eine prätertiäre Vorgeschichte annehmen, weil sie schon aus dem ältesten Tertiär weit verbreitet und in mehrere Gruppen differenziert bekannt sind, aber wir besitzen genügend gesicherte Kenntnisse nur über viele Züge ihrer tertiären Entwicklung.

Typische Nagetiere sind schon im Eocän vorhanden, und manches spricht dafür, daß sie von *Insectivora* abstammen, aber wir haben bis jetzt nur für gewisse Einzelheiten ihrer inneren Entwicklung hinreichende Belege. So scheinen von den *Duplicidentata* die Hasen sich im Tertiär Nordamerikas, die Pfeifhasen in dem Europas entwickelt und erst im Pliocän weiter verbreitet zu haben. Unter den *Simplicidentata* sind wohl holarktische *Sciuromorpha* die Vorläufer der übrigen, und es wird vermutet, daß auch die *Hystricomorpha* von alttertiären Nagern Europas stammen, wenn sie sich auch vom Oligocän an hauptsächlich in Südamerika weiter entwickelten.

Von den *Effodientia* wissen wir nur, daß sie in der alten Welt einst anders verbreitet waren als jetzt, und von den *Xenarthra* vor allem, daß sie sich im Tertiär Südamerikas entwickelten und nur im Oberpliocän einen Vorstoß nach Nordamerika machten. Sie sind mindestens im Oligocän schon stark spezialisiert und differenziert, und es ist unsicher, ob sie von besser bezahnten und ungepanzerten †*Ganodonta* des ältesten Tertiärs von Nordamerika stammen.

Die primitivsten *Insectivora*, die wahrscheinlich schon aus dem Meso-

zoikum bekannt sind, stehen einerseits den *Polyprotodontia*, andrerseits primitivsten Nagern, †*Creodontia*, *Prosimiae* und z. T. auch Huftieren so nahe, daß man sie als Ausgangsgruppe der *Monodelphia* betrachten kann, wir wissen aber über die kleinen fossilen Reste noch viel zu wenig. Deshalb ist hier nur zu erwähnen, daß *Zalambdodonta* im Tertiär Nord- und Südamerikas gefunden sind, und daß so eigentümliche Spezialisierungen wie die Grabfüße der Maulwürfe schon im jüngeren Alttertiär vollendet waren (Fig. 155, S. 176). Auch von den *Chiroptera* ist das Bemerkenswerteste, daß ihr seltsames Flugorgan damals schon ausgebildet war (Fig. 159, S. 178).

Verhältnismäßig gut steht es aber mit der Kenntnis der Entwicklung der *Carnivora*, die offenbar während des Tertiärs in der Arctogäa und im wesentlichen in der holarktischen Region stattfand.

Landbewohnende primitivste †*Creodontia* mit trituberkulären Molaren des ältesten Tertiärs sind die Urformen, man fand auch schon Übergänge von solchen zu primitiven *Canidae* und *Viverridae* des jüngeren Alttertiärs. Auch innerhalb der *Fissipedia* sind manche Züge der Entwicklung angedeutet, z. B. die der Bären aus *Canidae* des europäischen Mitteltertiärs.

Betreffs der Vorgeschichte der *Pinnipedia* sind wir aber kaum unterrichtet und nicht besser über die der Bartenwale, dagegen erscheint die der *Denticeti* in vieler Beziehung schon geklärt.

Der mitteleocäne †*Protocetus* Ägyptens (Fig. 170, S. 187) steht nämlich landbewohnenden †*Creodontia* noch nahe, die geologisch jüngeren †*Zeuglodontidae* (Fig. 171, S. 188) zeigen dann stärkere Anpassung an das Leben im Meer und vermitteln wenigstens zeitlich und morphologisch so gut zu den vielgestaltigen, mittel- und jungtertiären †*Squalodontidae* (Fig. 169, S. 186) und diese wieder zu den anderen *Denticeti*, daß deren Abstammung von normalen, bezahnten und landbewohnenden *Monodelphia* gut begründet erscheint. Man kann auch, besonders bei jungtertiären Zahnwalen Europas, in mehreren Formenreihen verschiedene Gebißrückbildungen z. T. unter Vermehrung der Zahl der Prämolaren verfolgen.

Bei den *Primates* kann man von den primitiven alttertiären *Prosimiae* Europas und Nordamerikas einerseits die heutigen *Prosimiae*, anderenteils die *Simiae* ableiten, aber leider ist über oligocäne und jungtertiäre *Primates* noch sehr wenig bekannt.

Von Interesse ist, daß die bei den heutigen *Prosimiae* so häufige eigentümliche Spezialisierung der Fußwurzel sich schon im Obereocän Europas findet. Bemerkenswerterweise sind ferner gerade Reste naher Verwandter des Gibbon (*Hylobatidae*, Fig. 174, S. 191), der in manchem

zwischen gewöhnlichen Affen, Menschenaffen und Menschen vermittelt, im Tertiär der alten Welt verbreitet und in ihrem Diluvium *Hominiden*-Reste, die den Abstand des ebenfalls schon diluvialen *Homo sapiens* zu derartigen *Simiae* verringern (Fig. 175 und 176, S. 192). Daß Reste von mindestens zwei Menschenarten im Diluvium vorkommen, fügt sich vollkommen in den Rahmen sonstiger Befunde bei diluvialen Säugetieren, denn vielfach sind neben noch lebenden Arten ihnen sehr nahe stehende im Diluvium nachgewiesen, während die rezenten Gattungen wohl alle bis in das Tertiär zurückgehen dürften (Fig. 216).

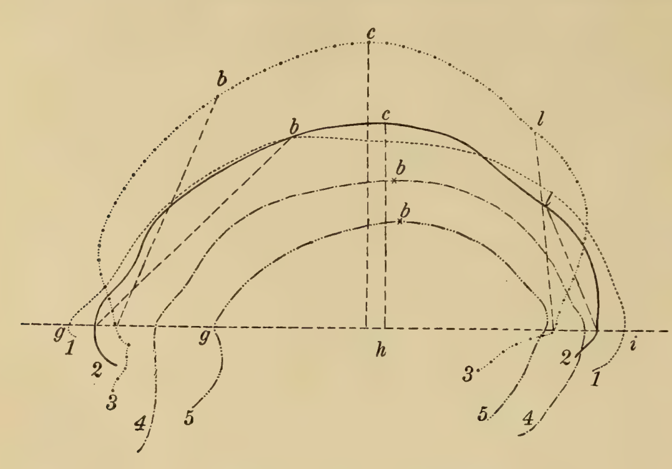


Fig. 216. *Simiae* (O. *Primates*).

Mediane Schädeldach-Längsschnitte schematisch (aus Schwalbe 1904). *1 Pithecanthropus erectus E. Dubois*, Altdiluvium, Trinil auf Java, *2 Homo primigenius Schwalbe*, ? Diluvium, Neandertal bei Bonn am Rhein, *3 Homo sapiens L.*, Gegenwart, Elsaß (*1—3 Hominidae*), *4 Anthropopithecus spec. Blainv.*, (*Simiidae*) Schimpanse, Gegenwart, tropisches Westafrika, *5 Macacus nemestrinus L.* (*Cynocephalidae*), Gegenwart, Südasien. *g Glabella* über der Nasenwurzel, *b Bregma* Kreuzungspunkt der *fronto-parietalen* Naht mit der Längsnaht, *l Lambda* Treffpunkt der *parieto-occipitalen* Naht mit der Längsnaht, *i Inion* äußerer Hinterhauptshöcker, *c—h* Höhe des höchsten Punktes der Schädelwölbung über der Schädeldachbasis *g—i*.

Bei der Häufigkeit und Größe der Huftiere sind wir über ihre Vorgeschichte am besten unterrichtet, bei ihnen sind kurze, geschlossene Stammesreihen, die allerdings meist nur in der Gebißentwicklung vollständig bekannt sind, in Europa und Nordamerika mehrfach verfolgt worden.

Primitive kleine † *Condylarthra* und † *Amblypoda*, die unter sich, von gewissen † *Creodontia*, primitiven *Insectivora* und *Prosimiae* nicht sehr verschieden sind, kommen als älteste tertiäre, omnivore und fünfzehige Ausgangsformen in Betracht (Fig. 217). Verringerung der Zahnzahl, Vergrößerung einiger Schneide- oder Eckzähne, Komplikation der Prämolaren und Molaren von niederen Vier- bis Sechshöckerzähnen an bis zu hochkronigen mit Jochen oder Halbmonden versehenen und mit Cement umkleideten Prismenzähnen, Höherentwicklung des Schädels, häufig unter Ausbildung immer komplizierterer Fortsätze, endlich Verringerungen der Zehenzahl, sowie Streckung der Metapodien, meistens

bei Entstehung von Lauffüßen mit Knochenverschmelzungen und Verschiebungen spielen dabei die Hauptrolle.

Von dem Vielen, was über die Stammesgeschichte der *Artiodactyla* und *Perissodactyla* schon bekannt ist, können hier nur zwei besonders interessante Beispiele kurz besprochen werden. Die *Camelidae* haben sich offenbar im Alt- und Mitteltertiär Nordamerikas aus sehr kleinen, vierzehigen *Selenodontia* entwickelt, die nur schwer von anderen zu unterscheiden sind, welche mit ihnen vorkommen. Erst im Pliocän haben sich

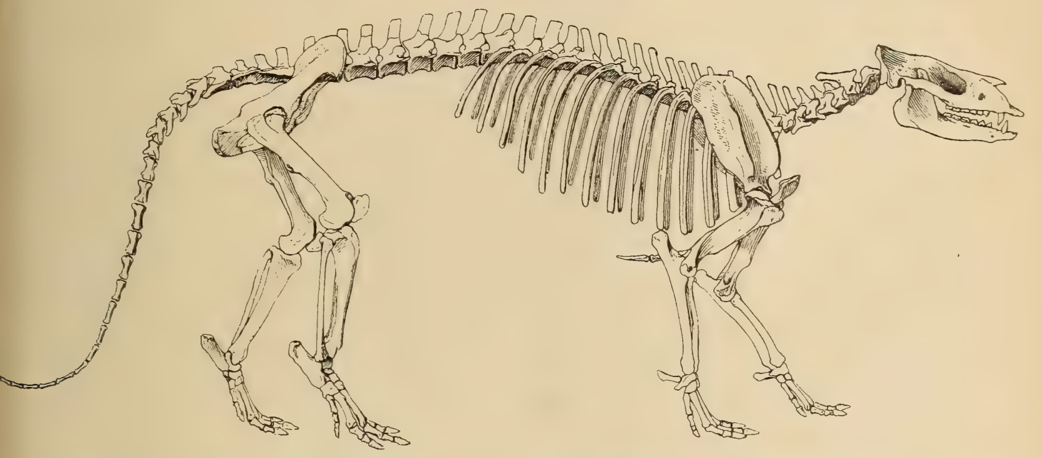


Fig. 217. †*Phenacodus primaevus Cope* (O. †*Condylarthra*, †*Phenacodontidae*). Untereocän (Wasatch-Stufe), Wyoming (aus Osborn 1908). Skelettrekonstruktion, $^1/_{12}$.

die stattlichen, zweizehigen *Camelidae* einesteils nach Südamerika, andernteils in die alte Welt ausgebreitet und sind im Diluvium in ihrer Urheimat erloschen.

Zu den *Equidae* zeigen die kleinen † *Proterotheriidae* Patagoniens eine merkwürdige, ihnen zeitlich vorauseilende Parallelentwicklung zu Einhufern (Fig. 231, S. 290). Jene lassen sich von untereocänen Formen aus, die niedere Höckerzähne und vier- bis dreizehige Beine haben (Fig. 193 und 194, S. 207), im Größenwachstum von Fuchsgröße an und unter ganz allmählicher Spezialisierung der Backenzähne und der Füße (Fig. 187 und 188, S. 203 und Fig. 213, S. 226), also unter Durchlaufen Tapir-ähnlicher Stadien, wenn auch nicht von Art zu Art, so doch in der Reihe der zeitlich und örtlich sich aneinander schließenden Gattungen vollständig, bis zu dem oberpliocänen *Equus* in Nordamerika verfolgen. Da aber auch in Europa die gleichzeitigen Stadien, wenn auch weniger vollständig, gefunden werden, wird mehrfach ver-

mutet, die Gattung *Equus* sei diphyletisch in beiden Gebieten zugleich entstanden. Höchst merkwürdig ist dann, daß nach einer Ausbreitung der Einhufer über die alte Welt und über ganz Amerika im Quartär die amerikanischen völlig aussterben, obwohl wenigstens in der historischen Zeit die dortigen Lebensbedingungen für sie sehr günstig sind, wie das Verwildern der von den Spaniern eingeführten Pferde beweist.

Über die Stammesentwicklung der merkwürdigen mit Krallen versehenen Huftiere, der †*Agriochoeridae* unter den *Artiodactyla* (Fig. 218) und der †*Chalicotheriidae* unter den *Perissodactyla* (Fig. 220, S. 241), wissen wir leider so gut wie nichts. Die nur in ihren jüngeren Stadien z. T. besser bekannte Entwicklung der †*Litopterna*, †*Pyrotheria*, †*Astrapotheria* (Fig. 219) und †*Notoungulata* spielte sich offenbar ganz im Känozoikum Südamerikas ab, die der *Hyracoidea* aber vielleicht vor allem in dem Afrikas.

Sehr viel besser sind wir über die Entwicklung der *Proboscidea* unterrichtet, die sich vor allem in der eigenartigen Gebiß- und Schädelumbildung und in der Erreichung gewaltiger Körpergröße äußert, weshalb das breit ausladende Becken und die säulenförmigen, kurzzehigen

Fig. 218. †*Agriochoerus latifrons Leidy* (O. *Artiodactyla*, *Selenodontia*, †*Agriochoeridae*). Oligocän (White-River-Schichten), Süddakota (aus Wortman 1895). Skelettrekonstruktion, $^1/_9$ ungefähr. *Praemaxillae* reduziert und zahnlos. Zahnformel $\frac{0.1.4.3.}{3.1.3.3.}$. Füße mit vier bekrallten Zehen, vorn auch mit Rudiment der ersten Zehe.



Fig. 219. †*Astrapotherium angustidens Mercerat.*
(O. †*Astrapotheria*, †*Astrapotheriidae*).
Oligocän (Pyrotherium-Stufe), Patagonien (aus Lydekker 1891).
Unterkiefer von oben, $^1/_4$ ungefähr. Eckzähne stark, kleine vordere Backenzähne, hintere sehr schmal.

Beine ähnlich wie bei den jüngsten großen †*Amblypoda* entstehen. Aus Formen wie dem obereocänen *Moeritherium* (Fig. 210, S. 220), das primitiveren Huftieren in Größe und Gestalt noch nahe steht, entwickelten sich im jüngeren Alttertiär Afrikas über †*Palaeomastodon*-ähnliche Formen (Fig. 209, S. 219) die primitivsten †*Mastodonten*, die vom Untermiocän an zusammen mit dem anders spezialisierten †*Dinotherium* (Fig. 135, S. 154) sich auch über Europa und Asien ausbreiteten, und wovon †*Mastodon* dann noch Amerika eroberte, wo es sich wie in Südafrika bis in das Diluvium erhielt. In Südasien finden sich dann pliocäne Übergangsformen (†*Stegodon*) zu *Elephas*, welche Gattung sich rasch über die alte Welt und Nordamerika verbreitete und erst im Quartär auf ihre heutigen Wohngebiete beschränkt wurde. Vor allem im Gebiß kennt man schon Übergänge von Art zu Art vom Miocän an, dagegen ist noch nicht gesichert, ob die Zwergelefanten der Mittelmeerinseln (und auch die gleichzeitigen dortigen Flußpferde) sekundär kleiner geworden sind.

Von großem Interesse ist endlich die Stammesgeschichte der *Sirenia*, die in der Hauptsache geklärt ist. Ihre primitivsten mitteleocänen Formen stehen nämlich in dem vollständigen Gebiß, im Becken (Fig. 221, S. 269) und anderem den primitivsten *Proboscidea* Ägyptens (†*Moeritherium*) so nahe, daß sie wahrscheinlich von derartigen Landsäugetieren stammen. Wenigstens die Entwicklung der oligocänen und jungtertiären *Halicoridae* Europas läßt sich dann in vielen Einzelheiten, vor allem in der Becken- und Gebißreduktion (Fig. 221), schrittweise verfolgen.

Aus der Fülle der bekannten allgemeinen Grundzüge und Einzelheiten der verschiedensten Stammreihen der Säugetiere lassen sich endlich auch schon manche größere Regeln ableiten. Wie sich z. B. für *Denticeti* und *Halicoridae* ziemlich sicher beweisen läßt, daß sie von normalen, primitiven, landbewohnenden *Monodelphia* stammen, so dürfen wir das wohl auch von den übrigen Seesäugetieren annehmen. Nur in diesen beiden Gruppen läßt sich eine Vermehrung der Zahl bestimmter Organe feststellen. Sie fand bei den Zähnen innerhalb der Prämolarenreihe statt während die Vermehrung der Zahl der Zehenglieder und vielleicht auch der Wirbel paläontologisch leider noch nicht bekannt ist. Sonst besteht die Entwicklung der Säugetiere nur in Größen- und Formänderungen und in Reduktionen, denn selbst die Entstehung von Fortsätzen des Schädels läßt sich als lokale Wachstumserscheinung der schon vorhandenen Deckknochen statt als Bildung ganz neuer Organe auffassen. In allen möglichen Stammreihen fand, wenn auch ungleich schnell und stark und z. T. ungleichzeitig, ein allmähliches Größenwachstum, eine Vergrößerung und Komplikation des Großhirnes, bei Huftieren auch vielfach eine Schädelkomplikation durch Ausbildung von Fortsätzen, weiterhin

eine knöcherne Abgrenzung der Augenhöhlen, eine Spezialisierung des Gebisses durch Rückbildung von Zähnen oder auch von deren Schmelz, durch Vergrößerung einzelner Zähne und bei Pflanzenfressern durch eine

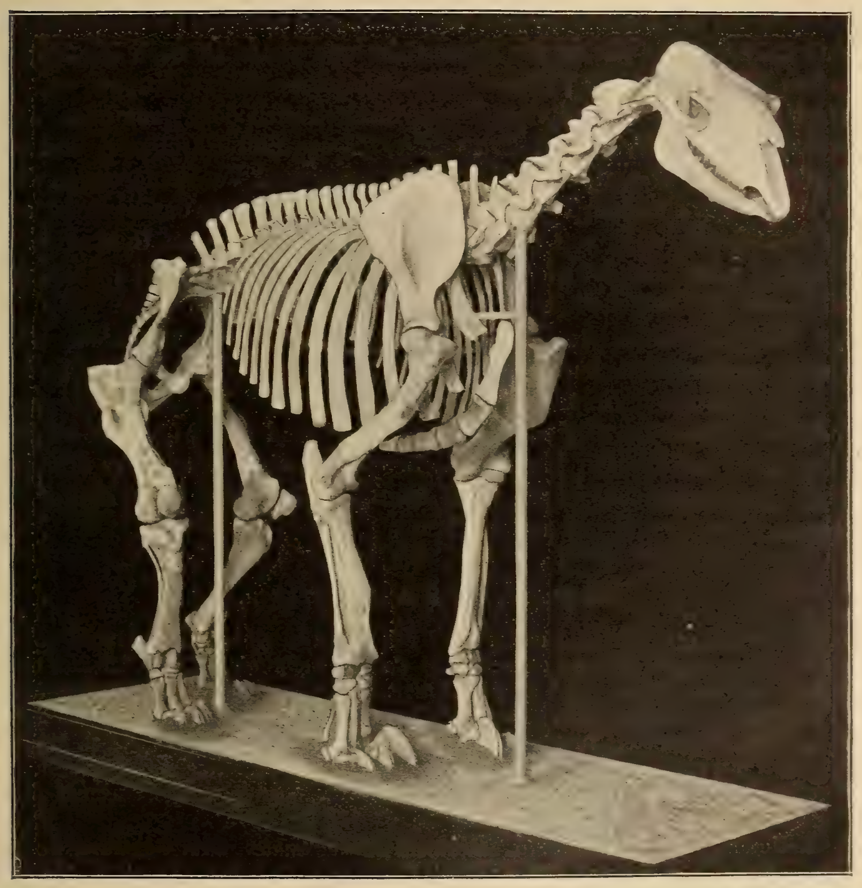


Fig. 220. † *Moropus elatus Marsh* (O. *Perissodactyla*, † *Chalicotheriidae*). Miocän (untere Harrison-Schichten), Nebraska. Skelettrekonstruktion schräg von vorn, stark verkleinert (mit Erlaubnis des Autors Dr. W. J. Holland vor dessen Publikation im Mem. Carnegie Mus. Vol. 3, Mem. 2).

Komplikation und oft auch Erhöhung der Backenzahnkronen statt. Bei Meeresbewohnern wurden endlich nicht nur das Gebiß, sondern auch die Beine teilweise rückgebildet, bei Landsäugern aber spielten sich wenigstens bei Läufern in den Beinen Rückbildungen und Verschmelzungen unter Verringerung der Zehenzahl und Mittelfußstreckung ab, wie ein

Vergleich der Tabelle auf S. 161 mit den oben auf S. 234ff. und mit den bei den einzelnen Säugergruppen angeführten Daten ergibt.[1])

Während der Tertiärzeit stellte nach allem Nordamerika wie Europa ein wichtiges Entstehungszentrum für Säugetiere dar, jedoch auch Südamerika für die *Hystricomorpha*, *Xenarthra* und mehrere Huftiergruppen und im Alttertiär Afrika für *Proboscidea* und vielleicht auch für *Hyracoidea*, *Halicoridae* und †*Archaeoceti*. Viele jetzt südliche Gruppen waren einst im Norden verbreitet und entwickelten sich dort ganz oder teilweise, z. B. die *Prosimiae*, *Tragulidae*, Tapire und Nashörner, und es fanden z. T. sehr umfassende Vergrößerungen und Verkleinerungen der Wohngebiete einzelner Tiergruppen statt, die jetzt schon das lokale plötzliche Auftreten z. B. von *Proboscidea* und *Hylobatidae* im Untermiocän Europas oder von *Artiodactyla* und *Perissodactyla* im Pliocän Südamerikas wie ihr Verschwinden wenigstens äußerlich erklären.

Viele spezialisierte Formen starben aber zu den verschiedensten Zeiten an verschiedenen Orten im Tertiär aus, z. B. die †*Tillodontia* im Mitteleocän, die †*Dinocerata* im Obereocän, die †*Titanotheriidae* und †*Protoceratidae* im Oligocän Nordamerikas und die †*Chalicotheriidae* (Fig. 220) im Pliocän Eurasiens. Besonders viele Säugetiere starben aber im Quartär aus, jedoch nicht überall gleichzeitig, wie †*Mastodon*, *Equus*, *Tapirus* und andere beweisen.

Diagnosen der Säugetiergruppen.

6. Klasse: ***Mammalia.*** Behaarte, mit Milchdrüsen versehene Warmblüter. Schädel mit wenig Hautknochen und zwei *Condyli occipitales.* Unterkieferast einfach mit gewölbtem Kopf an dem *Squamosum* gelenkend, *Quadrata* zu Gehörknöchelchen reduziert. Gebiß meist differenziert mit höchstens einmaligem Zahnwechsel, Zähne stets in Alveolen der Kiefer. Fast immer 7 Halswirbel. Brustgürtel fast stets nur *Scapulae* und vielfach *Claviculae.* Allermeist Landbewohner, sehr viele Pflanzenfresser; manche sekundär im Wasser, einige fliegend. Rezent bis oberste Trias.

1. Unterklasse: ***Prototheria.*** Ordnung *Monotremata.* Drei Genera, zahnlos, mit freien Halsrippen, *Coracoidea, Episternum* und Beutelknochen. Rezent und im Quartär Australiens.

2. Unterklasse: ***Eutheria.*** Säugetiere mit rudimentären und verwachsenen Halsrippen und *Coracoidea.* Rezent universell bis ?obere Trias.

1. Überordnung: ***Marsupialia.*** Landbewohner mit paarigen Geschlechtsgängen und unvollkommener Embryonalernährung. In der Regel mit Lücken im Gaumen und eingebogenem Unterkieferwinkel. Fast stets nur letzter Prämolar gewechselt und Beutelknochen vorhanden. Rezent bis ?obere Trias.

---

1) Die allmähliche Herausbildung der Grabfüße, Flügel und Flossen der Säugetiere ist noch nicht beobachtet.

1. Ordnung: ***Polyprotodontia*** mit Anhang. Kleine Insekten- und Fleischfresser mit $\frac{5-3}{4-3}$ kleinen Schneidezähnen, spitzen Eckzähnen und meist zahlreichen, spitzhöckerigen Backenzähnen. Rezent bis ? obere Trias.

2. Ordnung: ***Diprotodontia.*** Pflanzenfressende, kleine bis stattliche Tiere mit je einem nagezahnartig vergrößerten, unteren Schneidezahn, verkümmerten Eck- und vorderen Backenzähnen und hinteren mit vier Höckern oder zwei Querjochen. Füße sehr oft syndaktyl. Rezent bis jüngeres Alttertiär Australiens und Südamerikas.

3. Ordnung: †***Multituberculata.*** Fast nur kleine Kiefer und Zahnreste mit nur je einem Nagezahn, einer Gebißlücke und vielhöckerigen hinteren Backenzähnen. Ältestes Tertiär bis obere Trias.

2. Überordnung: ***Monodelphia.*** Begattungsorgane unpaar und volle Embryonalernährung. In der Regel ohne größere Gaumenlücken, fast nie mehr als drei Schneidezähne und drei Molaren und meistens vollständiger Zahnwechsel. Äußerst mannigfaltig in Ernährung, Fortbewegung und Wohnort. Gegenwärtig kosmopolitisch, fossil bis ? oberste Kreide.

1. Ordnung: ***Rodentia.*** Meist klein mit fünf bekrallten Zehen und plantigrad. Fast nur im Gebiß spezialisiert zum Nagen und Kauen gewöhnlich von Pflanzennahrung. Kiefergelenk meist längsgestreckt, je ein Schneidezahn als Nagezahn ausgebildet, sonst höchstens noch ein oberer Schneidezahn und hinter einer Zahnlücke $\frac{3-0}{2-0}$ meist je ein Prämolar und $\frac{3-2}{3-2}$ Molaren vorhanden. Diese niedrig höckerig, mit Querjochen oder prismatisch. Kosmopolitisch. In Europa und Amerika bis Eocän.

2. Ordnung: ***Edentata.*** Tief stehende, aber eigenartig spezialisierte, mittel- bis sehr große Blatt- und Insektenfresser. In der Regel nur mit schmelzlosen prismatischen Backenzähnen, selten zahnlos. Allermeist plantigrad. Boden-, selten Baumbewohner mit 5 bekrallten Zehen, selten auch mit Hufen, sehr oft grabend. Tropisch-altweltliche in Europa bis Oligocän. Südamerikanische mit verwachsenem *Ischium* und *Os pubis* und komplizierten Gelenken der Lendenwirbel, oft mit Hautknochenpanzer in Patagonien bis Oligocän. Fragliche Vorläufer mit vollständigem Gebiß und Schmelz an den Zähnen im ältesten Tertiär Nordamerikas.

3. Ordnung: ***Insectivora.*** Meist recht kleine und sehr primitive, plantigrade Fleischfresser mit fünf bekrallten Zehen. Schneidezähne öfters spezialisiert, Eckzähne gewöhnlich klein, Backenzähne bewurzelt und mit meist 3 oder 4 spitzen Haupthöckern. Gewöhnlich Bodenbewohner. Außer in Australien und Südamerika verbreitet, fossil fast nur in Europa und Nordamerika bis Oligocän, unsichere bis zum untersten Tertiär, vielleicht schon in Kreide und Jura.

4. Ordnung: ***Chiroptera.*** Kleine mit insektivorem oder frugivorem Gebiß versehene, an das Flugleben angepaßte, niedere Säugetiere. Vordergliedmaßen sehr gestreckt und durch eine zwischen den langen Fingern ausgespannte Flughaut mit der Körperseite verbunden, Krallen an den schwachen Hinterfüßen und dem 1., selten auch 2. Finger. Rezent kosmopolitisch, fossil im Quartär verbreitet, im Tertiär bis zum Obereocän fast nur aus Westeuropa bekannt.

5. Ordnung: ***Carnivora.*** Kleine bis stattliche Land-, Süßwasser- und Meeres-

bewohner mit Fleischfresser-, selten omnivorem Gebiß. Eckzähne stark, hintere Backenzähne drei- bis vierhöckerig, sehr oft mit schneidenden Kanten. Unterkiefer nur vertikal beweglich. *Claviculae* rudimentär, meist 5 bekrallte Zehen, erste nie opponierbar, im *Carpus* meistens Verschmelzungen. Hirn hoch bis nieder entwickelt. Gegenwärtig und diluvial fast überall, in Europa und Nordamerika bis zum untersten Tertiär.

6. Ordnung: ***Cetacea.*** Nackte, fischähnliche Wasserbewohner von mäßiger bis zu gewaltiger Größe mit horizontaler Schwanzflosse und rückgebildeten Hintergliedmaßen. Vordergliedmaßen äußerlich flossenartig mit fächerförmigem Schulterblatt. Schädel mit sehr großen *Maxillae, Praemaxillae* und *Supraoccipitale. Nasalia* in Rückbildung, äußere Nasenöffnung stets hinter dem Ende, innere hinter der Basis der oft langen Schnauze, Nasenmuscheln meist rückgebildet. Unterkiefer niedrig, Halswirbel kurz, hintere Wirbel fast stets ohne Neuralbogengelenke. Schwanz lang. Rezent im Meere universell verbreitet, selten in Flüssen, fossil bis Miocän weit verbreitet, in Europa und Nordamerika bis zum Obereocän, in Ägypten bis zum Mitteleocän.

7. Ordnung: ***Primates.*** Kleine bis stattliche, meistens kletternde, frugivore oder omnivore Land- und Baumbewohner. Augenhöhlen knöchern umgrenzt, Gebiß vollständig, fast nie spezialisiert, mit niedrigen höckerigen Backenzähnen. Großhirn oft hoch ausgebildet. Plantigrade, fünfzehige Gliedmaßen fast ohne Verschmelzungen, meistens mit Nägeln, seltener mit Krallen, erste Zehe opponierbar, manchmal in Rückbildung. Gegenwärtig und im Quartär fast kosmopolitisch, im Jungtertiär in Europa, Südasien und Patagonien, im Alttertiär in Europa, Nordamerika und Ägypten.

8. Ordnung: ***Artiodactyla.*** Sehr formenreiche Gruppe kleiner bis sehr stattlicher, herbivorer oder omnivorer Huftiere. Gebiß vollständig oder obere Schneide- und Eckzähne fehlend, Backenzähne buno- bis selenodont, oft hypselodont. Schädeldach häufig mit knöchernen Fortsätzen. Beine meistens mit Verschmelzungen und Reduktionen, allermeist unguligrad. *Talus* mit zwei Rollen, *Fibula* an *Calcaneus*, Fußwurzelknochen alternierend, seitliche Zehen meistens in Rückbildung, stets dritte und vierte gleich stark. Jetzt und im Diluvium in alter Welt und Amerika, im Jungtertiär in Eurasien, Afrika und Nordamerika, im Oligocän und Eocän fast nur in Europa und Nordamerika.

9. Ordnung: ***Mesaxonia.*** Herbivore, kleine bis sehr große Huftiere mit vier bis nur einer Zehe, wovon die dritte am stärksten ist. Fußwurzelknochen kaum oder stark alternierend. *Talus* oben mit Gelenkrolle, distal abgestutzt oder gewölbt, *Calcaneus* meistens ohne Fibulargelenk. Schädel gestreckt, meist mit frei vorragenden *Nasalia* und ohne *Bullae.* Gebiß gewöhnlich vollständig, Molaren lophodont, lophoselenodont, selten bunodont. Jetzt nur in Asien, Afrika und Südamerika, fossil im Diluvium bis Eocän von Süd- und Nordamerika, sowie von Europa und im Diluvium und Pliocän von Afrika und Asien.

10. Ordnung: ***† Condylarthra.*** Kleine, äußerst primitive Huftiere mit $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ niederen Zähnen. Prämolaren einfacher als Molaren, die drei bis sechs Höcker haben. *Humerus* mit *Foramen entepicondyloideum*, Füße serial, planti- bis digitigrad mit fünf behuften Zehen. Ältestes Tertiär von Nordamerika und Europa, ? Eocän Patagoniens.

11. Ordnung: ***† Amblypoda.*** Meist stattliche, plumpe, planti- bis digitigrade

fünfzehige Huftiere mit fast stets alternierenden Fußwurzelknochen. In vielem primitiv, Beine fast ohne Verwachsungen und Reduktionen, *Fibula* meistens mit *Calcaneus* gelenkend. Gebiß in der Regel ganz vollständig, obere Eckzähne oft groß, Backenzähne allermeist niedrig und mit V-förmigen Querjochen. Hirn sehr nieder organisiert, auf dem Schädeldach sehr häufig zwei bis drei Paar Knochenfortsätze. Obereocän bis Paleocän Nordamerikas, Untereocän Westeuropas und ? Unteroligocän Ägyptens.

12. Ordnung: **†*Pyrotheria*.** Sehr unvollständig bekannte große Huftiere, in vielem †*Dinotherium* ähnlich. Zahnformel $\frac{1-0.\ 0.\ 3.\ 3}{1.\ 0.\ 2.\ 3}$. Unten Stoßzähne, kurze Diastemata, niedrige Backenzähne, fast alle mit zwei Querjochen. Unterarm- und -schenkelknochen verschmolzen und sehr kurz. *Fibula* an *Calcaneus, Talus* niedrig. Oligocän und Eocän Patagoniens.

13. Ordnung: **†*Astrapotheria*.** Kleine bis sehr große, plumpe, unvollkommen bekannte Tiere. Gebißformel $\frac{3.\ 1.\ 4.\ 3}{3\ 1.\ 4.\ 3}$. Alle Zahnarten ineinander übergehend oder Eckzähne sehr groß oder seitliche Schneidezähne und Eckzähne in Reduktion, Backenzähne lophodont, meist Nashorn-artig. Schädel †*Toxodontia*- ähnlich. *Talus* meistens niedrig und distal etwas gerundet, *Fibula* öfters nicht an *Calcaneus,* Fußwurzelknochen alternierend. Fünf Zehen mit Hufen oder Krallen. Obermiocän bis Eocän Patagoniens.

14. Ordnung: **†*Notoungulata*.** Formenreiche Gruppe Murmeltier- bis über Nashorn-großer Pflanzenfresser. In vielem *Hyracoidea*-artig. Schädel primitiv, niedrig und breit mit seitlich aufgeblähtem Hinterhaupt. Gebiß meist ganz vollständig, je ein Schneidezahn oft nagezahnartig, weitere Vorderzähne nicht stark oder in Reduktion, hintere Prämolaren und Molaren meistens gleichartig lophodont und prismatisch. Öfters *Clavicula* vorhanden. Beine oft noch sehr primitiv mit geringen Verschmelzungen. *Carpalia* alternierend, *Tarsalia* nicht oder wenig. *Fibula* stets an *Calcaneus, Talus* wechselnd gestaltet. Entweder vier gestreckte Zehen mit nagelartigen Hufen oder drei kurze mit breiten Hufen. Diluvium Argentiniens und bis in das Obereocän Patagoniens.

15. Ordnung: ***Hyracoidea*.** Kleine bis mittelgroße, plantigrade Pflanzenfresser mit serialen Füßen und nagelartigen Hufen. Im ursprünglich ganz vollständigen Gebiß sind der erste obere und die zwei vorderen unteren Schneidezähne nagezahnartig vergrößert unter Schwinden aller übrigen vorderen Zähne. Eckzähne sonst meist ganz prämolarartig, Prämolaren gewöhnlich wie Molaren, diese sehr Nashorn-artig, ursprünglich vierhöckerig. Gegenwärtig äthiopisches Reich bis Syrien, fossil unvollkommen bekannt, Unterpliocän von Samos und Pikermi, Unteroligocän Ägyptens.

16. Ordnung: ***Proboscidea*.** Sehr stattliche bis größte Pflanzenfresser mit je einem vergrößerten Schneidezahn, weitere vordere Zähne, oft sogar alle unteren Schneidezähne fast stets rückgebildet. Backenzähne mit zwei bis fast dreißig Querreihen von Höckern oder Querjochen, letztere oft hoch. Schädel fast stets sehr hoch und kurz, *Nasalia* sehr klein. Beine hoch mit fünf Zehen, fast ohne Rückbildungen und Verschmelzungen. *Fibula* auch an *Calcaneus, Talus* sehr niedrig, Füße fast serial und digitigrad mit hufartigen Nägeln. Jetzt nur im tropischen Afrika und Südasien, fossil im Quartär bis Obereocän Afrikas, im Diluvium bis Miocän Europas, Asiens und Nordamerikas und im Diluvium Südamerikas.

17. Ordnung: ***Sirenia.*** Große, plumpe, zylindrische Wassersäugetiere. Pflanzenfresser mit in Reduktion befindlichem Gebiß, meist nur je ein oberer Stoßzahn und zahlreiche Backenzähne meistens mit zwei Querjochen vorhanden. *Nasalia* in Rückbildung. Hals sehr kurz, Schwanz lang, nur geologisch älteste mit Sakralwirbeln. Rippen dick. Wie die Huftiere ohne *Claviculae,* Vorderbeine flossenartig, hintere in Rückbildung. Rezent in tropischen Meeresküsten und Flüssen und im Beringsmeer, sehr dürftige fossile in Amerika bis Eocän, besser im Pliocän bis Mitteleocän Europas und Nordafrikas.

Wichtigste neuere Literatur über fossile Säugetiere.

A. Allgemeines.

Depéret: L'evolution des Mammifères tertiaires, importance des migrations. Comptes rend. Acad. Sci., T. 141, 142, 143 u. 148, Paris 1905, 1906 u. 1909.

Gregory: The orders of Mammals. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 27, New York 1910.

Lydekker: Die geographische Verbreitung und geologische Entwicklung der Säugetiere. 2. Aufl., Jena 1901.

Matthew, W. D.: The arboreal ancestry of the Mammalia. Amer. Natur., Vol. 38, Boston 1904.

Osborn: The age of Mammals. New York 1910.

Osborn und Gregory: Evolution of mammalian molar teeth. New York 1907.

Stromer: Neue Forschungen über fossile lungenatmende Meeresbewohner. Fortschr. naturwiss. Forsch., Bd. 2, Berlin 1910.

Trouessart: Catalogus Mammalium. Berlin 1898/99 u. 1904/5.

Weber, M.: Die Säugetiere. Jena 1904.

B. Faunen.

1. Europa. a) Diluvium.

Frech: Die Säugetiere des Quartärs. Lethaea geognostica. III Känozoikum Bd. 2. Quartär, Abt. 1, Stuttgart 1904.

Freudenberg: Die Fauna von Hundsheim in Niederösterreich. Jahrb. geol. Reichsanstalt, Bd. 58, Wien 1908.

arlé: Essai d'une liste des Mammifères et Oiseaux quarternaires connus jusqu'ici dans la peninsule iberique. Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, T. 9, Paris 1909.

Schlosser: Die Bären- oder Tischoferhöhle im Kaisertal bei Kufstein. Abhandl. bayer. Akad. Wiss., II. Kl., Bd. 24, München 1909.

b) Jungtertiär.

Bach: Die tertiären Landsäugetiere der Steiermark. Mitt. naturw. Ver. Steiermark, Bd. 45 u. 46, Graz 1908 u. 1909.

Depéret: Les animaux pliocènes de Roussillon. Mem. Soc. géol. France, Paléont., T. 7, Paris 1890—97.

Gaillard: Mammifères miocènes nouveaux ou peu connus de la Grive-St.-Alban (Isère). Arch. Mus. d'hist. natur., T. 7, Lyon 1899.

Hofmann: Die Fauna von Göriach. Abhandl. geol. Reichsanstalt, Bd. 15, Wien 1893.

Mayet: Étude des Mammifères miocènes des sables de l'Orléanais et des Faluns de la Touraine. Annal. Univ., N. S. fasc. 24, Lyon 1908.

Roger: Wirbeltierreste aus dem Dinotheriensand (Obermiocän) der schwäbisch-bayerischen Hochebene. Ber. naturw. Ver. Schwaben, Bd. 33, 35 u. 36, Augsburg 1898, 1902 u. 1904.

Schlosser: Beiträge zur Kenntnis der Säugetierreste aus den süddeutschen Bohnerzen. Geol. u. pal. Abhandl., N. F., Bd. 5, Jena 1902.

Studer: Säugetierreste aus der marinen Molasse von Brüttelen und Nachtrag dazu. Abhandl. schweiz. palaeont. Ges., Bd. 22 u. 31, Zürich 1896 u. 1904.

c) Alttertiär.

Depéret: Les Vertébrés oligocènes de Pyrimont et Challonges (Savoie). Mém. Soc. paléont. suisse, T. 29, Genf 1902.

Schlosser: Bohnerze 1902 siehe oben!

2. Asien. Diluvium und Jungtertiär.

Mecquenem: Contribution à l'étude du gisement de Vertébrés de Maragha. Ann. d'hist. natur., T. 1, Paris 1908.

Pilgrim: Preliminary note on a revised classification of the tertiary freshwater deposits of India. Records geol. Survey India, Vol. 40, Calcutta 1910.

Schlosser: Die fossilen Säugetiere Chinas nebst einer Odontographie der rezenten Antilopen. Abh. bayer. Akad. Wiss., II. Kl., Bd. 22, München 1903.

Stremme, Janensch und Pohlig: Die Säugetiere. Selenka-Blanckenhorn: Die Pithecanthropus-Schichten auf Java, Leipzig 1911.

3. Nordafrika.

Alttertiär.

Andrews: A descriptive catalogue of the tertiary Vertebrata of the Fayum, Egypt. [Obereocän und Oligocän.] London 1906.

Schlosser: Beiträge zur Kenntnis der oligocänen Landsäugetiere aus dem Fayum (Ägypten). Beitr. Pal. Geol. Österreich. usw., Bd. 24, Wien 1911.

4. Nordamerika. a) Jungtertiär.

Matthew, W. D.: Fossil Mammals of the Tertiary of northeastern Colorado. Mem. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 1, New York 1901.

— A pliocene fauna from western Nebraska. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 26, New York 1909.

Peterson: The miocene beds of western Nebraska and eastern Wyoming and their Vertebrate faunae. Ann. Carnegie Mus., Vol. 4, Pittsburgh 1906.

Scott: The Mammalia of the Deep river beds. Trans. Amer. philos. Soc., Vol. 17, Philadelphia 1894.

b) Alttertiär.

Douglass: Fossil Mammalia of the White-River beds of Montana. Trans. Amer. philos. Soc., Vol. 20, Philadelphia 1901.

Matthew, W. D.: Colorado 1901 siehe oben unter Jungtertiär!

— A revision of the Puerco fauna. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 9, New-York 1897.

5. Südamerika. Diluvium bis Alttertiär.

Ameghino, Fl.: Les formations sédimentaires du Crétacé supérieure et du Tertiaire de Patagonie etc. Anal. Mus. nacion., T. 15, Buenos Aires 1906.

— Palaeontologia Argentina. Public. Univ. la Plata 1904.

Gaudry: Fossiles de Patagonie. Annal. Paléont., T. 1, Paris 1906.

1. Ordnung: Polyprotodontia nebst Anhang.

Goodrich: On the fossil Mammalia of the Stonesfield slate. [Mittlerer Jura.] Quart. Journ. microsc. Science, Vol. 35, London 1893.
Osborn: Fossil Mammals of the upper cretaceous beds. Bull. Amer. Mus. natur. hist, Vol. 5, New York 1893.
Sinclair: Marsupialia of the Santa Cruz beds. [Obermiocän.] Rep. Princeton univ. exped. Patagonia, Vol. 4, Pal., Pt. 3, Princeton 1906.

2. Ordnung: Diprotodontia nebst Anhang.

Ameghino, Fl.: Los Diprotodontes del orden de los Plagiaulacoideos etc. Anal. Mus. nacion. Ser. 3, T. 2, Buenos Aires 1903.
Sinclair (siehe 1. Ordnung!)
Stirling and Zietz: Fossil remains of lake Callabona [Quartär] I. Manus and pes of Diprotodon australis. Mem. R. Soc. South-Australia, Vol. 1, Adelaide 1899.

3. Ordnung: †Multituberculata.

Ameghino (siehe 2. Ordnung!)
Broom: On Tritylodon and on the relations of the Multituberculata. [Obere Trias.] Proc. zool. Soc. 1910 II, London 1910.
Gidley: Notes on the fossil mammalian genus Ptilodus etc. [Paleocän.] Proc. Un. St. nation. Mus., Vol. 36, Washington 1909.
Osborn (siehe 1. Ordnung!)
Woodward, A. S.: On some mammalian teeth from the Wealden of Hastings. [Unterste Kreide.] Quart. Journ. geol. Soc., Vol. 67, London 1911.

1. Ordnung: Rodentia.

Linstow: Die Verbreitung des Bibers im Quartär. Abhandl. Mus. f. Naturkunde, Bd. 1, Magdeburg 1908.
Major Forsyth: On fossil and recent Lagomorpha. Trans. Linn. Soc., Vol. 7, Pt. 9, London 1899.
Matthew: A horned Rodent from the Colorado Miocene with a revision of the Mylagauli, Beavers and Hares of the american Tertiary und On the osteology and relationships of Paramys and the affinities of the Ischyromyidae. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 16 u. 28, New York 1902 u. 1910.
Scott: Glires, Santa Cruz beds. [Obermiocän.] Rep. Princeton univ. exped. Patagonia, Vol. 5, Pal., Pt. 3, Princeton 1905.
Tullberg: Über das System der Nagetiere, eine phylogenetische Studie. Upsala 1899.

2. Ordnung: Edentata.

Unterordnung: Effodientia.

Ameghino, Fl.: Les Édentés fossiles de France et d'Allemagne. Anal. Mus. nacion., Vol. 13, Buenos Aires 1906.
Andrews, Ch.: On a skull of Orycteropus Gaudryi Forsyth Major from Samos. Proc. zool. Soc., London 1896.

Unterordnung: Xenarthra.

Lydekker: The extinct Edentates of Argentina. Palaeont. Argentina, La Plata 1894.
Scott: Mammalia of the Santa Cruz beds, Pt. 1 Edentata. [Obermiocän.] Rep. Princeton univ. exped. Patagonia, Vol. 5, Pal., Princeton 1903/4.

Anhang: † Ganodonta.

Wortman: The Ganodonta and their relationship to the Edentata. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 9, New York 1897.

3. Ordnung: Insectivora.

Gaillard (siehe Säugetierfaunen, Europa, S. 246!)
Gregory (siehe Säugetiere, Allgemeines, S. 246!)
Loomis: Hyopsopodidae of the Wasatch and Windriver basins. Amer. Journ. Sci., Vol. 19, Philadelphia 1905.
Matthew: The Carnivora and Insectivora of the Bridger basin, middle Eocene. Mem. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 9, New York 1909.
Scott: Insectivora of the Santa Cruz beds. [Obermiocän.] Rep. Princeton univ. exped. Patagonia, Vol. 5, Pal., Pt. 2, Princeton 1905.

4. Ordnung: Chiroptera.

Gaillard (siehe Säugetierfaunen, Europa, S. 246!)
Meschinelli: Un nuovo Chirottero fossile (Archaeopteropus transiens Mesch.) delle ligniti di Monteviale. Atti R. Istit. Veneto, T. 62, Pt. 2, Venezia 1903.
Winge: Jordfundne og nulevende Flagermus (Chiroptera) fra Lagoa Santa, Minas Geraes etc. E Museo Lundii, Kopenhagen 1893.

5. Ordnung: Carnivora.

a) Fissipedia.

Adams: The extinct Felidae of North America. Amer. Journ. Sci., Ser. 4, New Haven 1896.
Freudenberg: Die Säugetierfauna des Pliocäns und Postpliocäns von Mexiko. I. Carnivora. Geol. u. paläont. Abhandl., N. F., Bd. 9, Jena 1910.
Gaillard (siehe Säugetierfaunen, Europa, S. 246!)
Hatcher: Oligocene Canidae. Mem. Carnegie Mus., Vol. 1, Pittsburgh 1902.
Matthew: The phylogeny of the Felidae. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 28, New York 1910.
Merriam: Carnivora from the tertiary formations of the John Day region. Univ. of California public. bull., departm. of geology, Vol. 5, Berkeley 1906.
Peterson: Description of new Carnivores from the Miocene of western Nebraska. Mem. Carnegie Mus., Vol. 4, Pittsburgh 1910.
Schlosser: Über die Bären und bärenähnlichen Formen des europäischen Tertiärs. Paläontogr., Bd. 46, Stuttgart 1899.
Winge: Carnivores fossiles et vivants de Lagoa Santa, Minas Geraes etc. E Museo Lundii etc. Kopenhagen 1895.
Wortman and Matthew: The ancestry of certain members of the Canidae, the Viverridae and Procyonidae. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 12, New-York 1899.

b) Pinnipedia.

Rutten: On fossil Trichechids from Zealand and Belgium. K. Akad. Wetensch., Amsterdam 1907.
Toula: Phoca vindobonensis n. sp. von Nußdorf bei Wien. Beitr. z. Paläont. u. Geol. Österreich-Ungarns usw., Bd. 11, Wien 1897.
True: A further account of the fossil sea lion Pontolis magnus from the Miocene of Oregon. Un. St. geol. Survey profess. paper 59, Washington 1909.

c) Creodontia.

Andrews (siehe Faunen, Ägypten, S. 247!)
Martin: Revision der obereocänen und unteroligocänen Creodonten Europas. Revue suisse de Zool., Bd. 14, Genf 1906.
Matthew (siehe Insectivora, S. 249!)
— Osteology of Sinopa, a Creodont Mammal of the middle Eocene. Proc. Un. St. nation. Mus., Vol. 30, Washington 1906.
Osborn: Oxyaena and Patriofelis restudied as terrestrial Creodonts. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 13, New York 1900.
Schlosser (siehe Faunen, Ägypten, S. 247!)
Scott: The osteology of Hyaenodon. Journ. Acad. natur. sci., Vol. 9, Philadelphia 1895.
Tomes: On the minute structure of the teeth of Creodonts with especial reference to their suggested resemblance to Marsupials. Proc. zool. Soc., London 1906.
Wortman: Studies of eocene Mammalia in the Marsh collection, Pt. I Carnivora. Amer. Journ. sci., Vol. 11 u. 12, New Haven 1901 u. 1902.

6. Ordnung: Cetacea.

Mysticeti und Denticeti.

Case: Mammalia. Maryland geolog. Survey. Miocene. System. paleont., Baltimore 1904.
Lydekker: Cetacean skulls from Patagonia. Anal. Mus. de la Plata. Paleont. Argent., Bd. 2, La Plata 1893.
True: The genera of the fossil whalebone whales allied to Balaenoptera. Smiths. miscell. coll., Vol. 59, Washington 1912.

Denticeti.

Abel: Les Dauphins longirostres du Boldérien des environs d'Anvers. Mem. Mus. R. d'hist. natur. de Belgique, Vol. 1 et 2, Bruxelles 1901 et 1902.
— Les Odontocètes du Boldérien (Miocène supérieure) d'Anvers. Ebenda, Vol. 3, 1905.
— Untersuchungen über die fossilen Platanistiden des Wiener Beckens. Denkschr. math. naturw. Cl. k. Akad. Wiss., Bd. 48, Wien 1899.
Paquier: Étude sur quelques Cétacés du Miocène. Mém. Soc. géol. France, Paléont. T. 4, Paris 1893.
Piaz, G. dal: Sugli avanzi di Cyrtodelphis sulcatus del arenaria di Belluno. Palaeont. ital., Vol. 9 et 11, Pisa 1903 et 1905.
— Sui Vertebrati delle arenarie mioceniche di Belluno. Atti Accad. scient. veneto-trent., Bd. 5, Padova 1908.
True: On the classification of the Cetacea. Proc. Amer. philos. Soc., Vol. 47, Philadelphia 1908.

† Archaeoceti.

Fraas, E.: Neue Zeuglodonten aus dem unteren Mitteleocän vom Mokattam bei Kairo. Geol. u. paläont. Abhandl., N. F., Bd. 6, Jena 1904.
Stromer: Die Archaeoceti des ägyptischen Eocäns. Beitr. z. Geol. u. Paläont. Österreich. usw., Bd. 21, Wien 1908.

7. Ordnung: Primates.

Winge: Jordfundne och nulevende Aber (Primates). E Museo Lundii, Kopenhagen 1895.

Prosimiae.

Grandidier: Recherches sur les Lemuriens disparus etc. Nouv. Archives du Museum. Ser. 4, T. 7, Paris 1905.

Osborn: American eocene Primates etc. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 16, New York 1902.

Schlosser: Beitrag zur Osteologie und systematischen Stellung der Gattung Necrolemur, sowie zur Stammesgeschichte der Primaten überhaupt. Neues Jahrb. f. Miner. etc., Festband, Stuttgart 1907.

Standing: On recently discovered subfossil Primates from Madagascar. Trans. zool. Soc., Vol. 18, London 1908.

Wortman: Studies of eocene Mammalia in the Marsh collection, II. Primates. Amer. Journ. sci., Vol. 15—17, New Haven 1903 u. 1904.

Simiae.

Ameghino (Les formations sédimentaires, siehe unter Faunen, Südamerika, 1906, S. 247!)

Boule: L'homme fossile de Chapelle aux Saints. Ann. de Paléont., T. 6, Paris 1911 etc.

Branca: Die menschenähnlichen Zähne aus dem Bohnerz der schwäbischen Alb, I und II. Jahresb. Ver. vaterl. Naturk., Stuttgart 1898 u. Programm der Akad. Hohenheim 1897.

— Der Stand unserer Kenntnisse vom fossilen Menschen. Leipzig 1910.

Dubois: Über drei ausgestorbene Menschenaffen. Neues Jahrb. f. Miner. etc., 1897 I, Stuttgart 1897.

Hofmann (siehe Säugetierfaunen, Europa, 1893, S. 246!)

Merciai: Sopra alcuni resti di Vertebrati miocenici delle lignite di Ribolla. Mem. Soc. toscan. Sci. natur., Vol. 23, Pisa 1907.

Schlosser: Landsäugetiere Fayum (siehe Säugetierfaunen, Afrika, 1911, S. 247!)

8. Ordnung: Artiodactyla.

Matthew: (Colorado 1901, siehe Säugetierfaunen, Nordamerika, S. 247!)

Pavlow, M.: Études sur l'histoire paléontologique des Ongulés. VII. Artiodactyles anciens. Bull. Soc. Imp. Natur., Moskau 1900.

Stehlin: Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. 4.—6. Teil. Abhandl. schweiz. paläont Ges., Bd. 33, 35, 36, Zürich 1906, 1908, 1910.

Bunodontia.

Peterson: Revision of the Entelodontidae. Mem. Carnegie Mus., Vol. 4, Pittsburgh 1909.

Stehlin: Über die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abhandl. schweiz. paläont. Ges., Bd. 26 u. 27, Zürich 1899 u. 1900.

Bunolophodontia.

Depéret, Ch.: L'histoire géologique et la phylogénie des Anthracothéridés. Compt. rend. Acad. Sci., T. 146, Paris 1908.

Stehlin (siehe unter Artiodactyla!)

Selenodontia.

Matthew, W. D.: Osteology of Blastomeryx and phylogeny of the american Cervidae. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 24, New York 1908.
Schlosser: China 1902 (siehe unter Säugetierfaunen, Asien, S. 247!)
— Die fossilen Cavicornia von Samos. Beitr. Paläont. u. Geol. Österr. usw., Bd. 17, Wien 1904.
Scott: The selenodont Artiodactyla of the Uinta Eocene. Trans. Wagners free Instit. Sci., Vol. 6, Philadelphia 1899.
— The osteology and relations of Protoceras. Journ. Morphol., Vol. 11, Boston 1895.
Wortman: On the osteology of Agriochoerus. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 7, New York 1895.
— The extinct Camelidae of North America and some associated forms. Ebenda, Vol. 10, 1898.

9. Ordnung: Mesaxonia.

Perissodactyla.

Osborn and Wortman: Perissodactyls of the lower Miocene White river beds. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 7, New York 1895.
Stehlin: Die Säugetiere des schweizerischen Eocäns. 1.—3. Teil. Abhandl. schweiz. paläont. Ges., Bd. 30 u. 32, Zürich 1903, 1904 u. 1906.

Tapiridae etc.

Depéret: Étude sur la famille des Lophiodontidés. Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, T. 10, Paris 1910.
Wortman and Earle: Ancestors of the Tapir from the lower Miocene of Dakota. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 5, New York 1893.

Rhinocerotidae.

Abel: Kritische Untersuchungen über die paläogenen Rhinocerotidae Europas. Abhandl. k. k. geol. Reichsanstalt, Bd. 20, Wien 1910.
Osborn: Phylogeny of the Rhinoceroses of Europe. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 13, New York 1900.
— The extinct Rhinoceroses. Mem. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 1, New York 1898.
Roman et Joleaud: Le Cadurcotherium de l'Isle sur Sorgues et revision du genre Cadurcotherium. Arch. Mus. d'hist. natur., T. 10, Lyon 1908.
Scott: Die Osteologie von Hyracodon Leidy. Festschr. f. C. Gegenbaur. Leipzig 1896.
Weber, M.: Über tertiäre Rhinoceriden von der Insel Samos. Bull. Soc. imp. Natur., Moskau 1904 u. 1905.

Titanotheriidae und Chalicotheriidae.

Barbour: The skull and skeletal parts of Moropus. Rep. Nebraska geol. Soc., Vol. 3, Omaha 1908.
Osborn: The four phyla of oligocene Titanotheres. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 16, New York 1902.

Equidae.

Depéret: Révision des formes européennes de la famille des Hyracothéridés. Bull. Soc. géol. France, Ser. 4, T. 1, Paris 1901.
Gidley: Revision of the miocene and pliocene Equidae of North America. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 23, New York 1907.
Granger: A revision of the american eocene horses. Ebenda, Vol. 24, 1908.

† Litopterna.

Scott: Litopterna of the Santa Cruz beds. [Obermiocän.] Reports Princeton univ. exped. Patagonia, Vol. 7, Pal., Pt. 1, Princeton 1910.

10. Ordnung: † Condylarthra.

Matthew, W. D.: (Puerco 1897, siehe Säugetierfaunen, Nordamerika, S. 247!)

Osborn: Remounted skeleton of Phenacodus primaevus, comparison with Euprotogonia. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 10, New York 1898.

11. Ordnung: † Amblypoda.

Andrews: (Arsinoitherium Fayum 1906, siehe Säugetierfaunen, Afrika, S. 247!)

Osborn: Evolution of the Amblypoda. I. Taligrada and Pantodonta. Bull. Amer. Mus. natur. hist., Vol. 10, New York 1898.

12. Ordnung: † Pyrotheria.

Gaudry: Fossiles de Patagonie. Le Pyrotherium. Ann. de Paléont., T. 4, Paris 1909.

13. Ordnung: † Astrapotheria.

Ameghino, Fl. (siehe Säugetierfaunen, Südamerika, S. 247!)

Gaudry: Fossiles de Patagonie. Ann. de Paléont., T. 1, Paris 1906.

14. Ordnung: † Notoungulata.

Ameghino, Fl. (siehe Säugetierfaunen, Südamerika, S. 247!)

— Toxodontes à cornes. Anal. Mus. nacion., T. 16, Buenos Aires 1908.

Gaudry: Fossiles de Patagonie. Ann. de Paléont., T. 1 u. 3, Paris 1906 u. 1908.

Roth: Los Ungulados sudamericanos. Anal. Mus. la Plata, T. 5, La Plata 1903.

Sinclair: Typotheria of the Santa Cruz beds. [Obermiocän.] Rep. Princeton univ. exped. Patagonia, Vol. 6, Pal., Pt. 1, Princeton 1909.

15. Ordnung: Hyracoidea.

Andrews: Fayum 1906 und Schlosser: Fayum 1911, (siehe Säugetierfaunen, Afrika, S. 247!)

Major Forsyth: The Hyracoid Pliohyrax graecus Gaudry from the upper Miocene of Samos and Pikermi. Geol. Magaz., Dec. 4, Vol. 6, London 1899.

16. Ordnung: Proboscidea.

Andrews: On the evolution of the Proboscidea. Philos. Trans. R. Soc., Ser. B, Vol. 196, London 1903.

— (Fayum 1906, siehe Säugetierfaunen, Afrika, S. 247!)

Bach: Mastodonreste aus Steiermark. Beitr. Pal. u. Geol. Österreich. usw., Bd. 23, Wien 1910.

Pavlow, M.: Les Elephants fossiles de la Russie. Nouv. Mem. Soc. imp. Natur., T. 17, Moskau 1910.

Schlesinger: Studien über die Stammesgeschichte der Proboscidier. Jahrb. geol. Reichsanstalt, Bd. 62, Wien 1912.

Schlosser (Fayum 1911, siehe Säugetierfaunen, Afrika, S. 247!)

17. Ordnung: Sirenia.

Abel: Die Sirenen der mediterranen Tertiärbildungen Österreichs. Abhandl. geol. Reichsanstalt, Bd. 19, Wien 1904.

Andrews: Catalogue etc. (siehe Säugetierfaunen, Afrika, S. 247!)

Merriam: Notes on the genus Desmostylus of Marsh. Publicat. California univers. Geology, Vol. 6, Berkeley 1911.

Tabelle der geologischen Verbreitung der Säugetierordnungen.

Mesozoikum			Känozoikum					
Trias	Jura	Kreide	Alttertiär	Jungtertiär	Diluvium	Gegenwart		
					—	—	Monotremata	
? —	··· ? — ··· ? —	? — ··· ? —	—	— ···	—	—	1. O. Polyprotodontia	Didelphia
			—	—	—	—	2. O. Diprotodontia	Didelphia
—	··· — ··· —	— ··· —	—				3. O. †Multituberculata	Didelphia
			—	—	—	—	1. O. Rodentia	Monodelphia
			? —	—	—	—	2. O. Edentata	Monodelphia
		? —	? —	—	—	—	3. O. Insectivora	Monodelphia
			—	—	—	—	4. O. Chiroptera	Monodelphia
			—	—	—	—	5. O. Carnivora	Monodelphia
			—	—	—	—	6. O. Cetacea	Monodelphia
			—	—	—	—	7. O. Primates	Monodelphia
			? —	—	—	—	8. O. Artiodactyla	Monodelphia
			? —	—	—	—	9. O. Mesaxonia	Monodelphia
			—				10. O. †Condylarthra	Monodelphia
			— ?				11. O. †Amblypoda	Monodelphia
			—				12. O. †Pyrotheria	Monodelphia
			—	—			13. O. †Astrapotheria	Monodelphia
			—	—	—		14. O. †Notoungulata	Monodelphia
			— ···	··· — ···	···	—	15. O. Hyracoidea	Monodelphia
			—	—	—	—	16. O. Proboscidea	Monodelphia
			—	—	—	—	17. O. Sirenia	Monodelphia

Schlußbetrachtungen.

1. Faunenfolge.

„Sie schafft ewig neue Gestalten;
was da ist, war noch nie, was war,
kommt nicht wieder — alles ist neu
und doch immer das Alte."

Die Natur, Goethe 1783.

Überblickt man die zeitliche Verteilung der Tierwelt, so läßt sich feststellen, daß für jeden geologischen Abschnitt eine bestimmte Fauna bezeichnend ist. Es würde zu weit führen, dies im einzelnen klarzulegen, hier kann lediglich das wichtigste der großen Ären kurz erwähnt werden, wobei natürlich nur die unter normalen Verhältnissen fossil erhaltungsfähigen Tiergruppen und nicht große Seltenheiten in Betracht gezogen werden dürfen.[1])

Im ganzen **Känozoikum** herrschen dieselben größeren Gruppen wie in seiner jüngsten Unterabteilung, der Gegenwart. Am Lande und im Süßwasser treten die Säugetiere (besonders *Monodelphia*), Vögel (besonders *Carinatae*), weniger Schlangen und Eidechsen hervor, unter den Schildkröten *Cryptodira* und *Trionychia*, von Amphibien *Anura*, von den Fischen die niederen Teleostier *Malacopterygii* und *Ostariophysi*. Eine sehr große Rolle spielen holometabole Insekten, darunter staatenbildende, ferner die Spinnen, von Krebsen gewisse *Ostracoda* (*Cypridae*) und *Branchiopoda*, von Mollusken endlich *Pulmonata*, manche asiphonate *Ctenobranchia* (*Paludinidae* usw.) und einige integripalliate *Heterodonta* (*Unionidae* usw.).

Auch im Meere finden sich stattliche Säugetiere (*Pinnipedia*, *Cetacea* und *Sirenia*), es herrschen aber neben spitzzähnigen Haien und Rochen höhere Teleostier (besonders *Acanthopterygii*). Von den Krebsen treten neben *Ostracoda* und *Cirripedia* die *Arthro-* und *Thoracostraca* (speziell die *Brachyura*) formenreich auf, unter den Mollusken *Dibranchiata* (außer †*Belemonidea*), außerordentlich viele Schnecken (besonders siphonostome *Ctenobranchia* und tektibranchiate *Opisthobranchia*) und unter den sehr zahlreichen Muscheln sehr viele sinupalliate (besonders *Heterodonta*), sowie *Anisomyaria*. Weiterhin ist bezeichnend das Vorherrschen von *Cheilostomata* unter den *Bryozoa gymnolaemata*, die Häufigkeit von *Asteroidea* und *Ophiuroidea*, sowie von irregulären Seeigeln (speziell *Spatangoidea*,

---

1) Genaueres findet sich in jedem Lehrbuche der Geologie. Das Studium wenigstens der Stratigraphie ist ja, wie schon in der Einleitung des 1. Bandes erwähnt, für ein wirkliches Verständnis der Paläontologie unentbehrlich.

Asternata und *Clypeastroidea*), weniger von *Articulata* (nur *Comatulidae* und *Pentacrinidae*) und von Röhrenwürmern. Endlich sind *Hexacorallia* (besonders *Perforata, Fungacea* und *Astraeidae*), *Alcyonoidea, Scyphozoa* und *Hydrozoa* sehr reichlich vertreten, auch alle Ordnungen der Spongien, ferner *Autoflagellata, Radiolaria* (vorherrschend *Nassellaria*) und von Foraminiferen Kalkschaler (speziell *Miliolidae, Globigerinidae* und *Nummulitidae*).

Im **Mesozoikum** rechtfertigt sich eine besondere Behandlung der ältesten Formation, der Trias, und zwar nicht nur, weil man leider die Land- und Süßwasserfaunen des Jura und des Hauptteiles der Kreidezeit noch sehr wenig kennt. Es herrschen im jüngeren Mesozoikum auf dem Lande und im Süßwasser Reptilien und zwar †*Dinosauria*, †*Pterosauria, Crocodilia* und *Chelonia*, dagegen treten die Säugetiere (*Marsupialia*), Schlangen, Eidechsen, die ältesten Vögel und echten Amphibien ganz zurück. In der Kreidezeit sind ferner *Malacopterygii* am häufigsten, im Jura aber ist †*Ceratodus* noch sehr weit verbreitet und spielten wohl *Lepidostei* und *Amioidei* eine größere Rolle. Schon in ihm herrschen zwar holometabole Insekten, aber nicht die spezialisiertesten, und die hemimetabolen treten daneben stark hervor. Von anderen *Arthropoda* weiß man leider noch äußerst wenig, und auch von den Mollusken ist sehr wenig bekannt.

Im Meere spielen die Reptilien ebenfalls die herrschende Rolle und zwar neben †*Plesiosauria* und †*Ichthyosauridae* in der Kreide †*Mosasauria*, einige *Lacertilia* und *Cryptodira*, im Jura *Crocodilia*. Von Fischen treten *Malacopterygii*, auch Haie, Rochen und *Holocephali* stark hervor, doch sind auch *Amioidei, Lepidostei* und †*Coelacanthidae* (*Crossopterygii*) gut vertreten. Unter den Krebsen treten langschwänzige *Decapoda*, sowie die *Ostracoda* besonders hervor, daneben aber auch Krabben und *Cirripedia*. Am meisten charakteristisch ist jedoch die große Entfaltung der †*Belemnitidae* und †*Ammonitida*. *Ctenobranchia*, darunter wenig siphonate, und *Rhipidoglossa* unter den Schnecken, *Heterodonta* (besonders *Integripalliata*) und *Anisomyaria* unter den Muscheln, sowie *Terebratulidae* und *Rhynchonellidae* unter den *Brachiopoda*, endlich *Cyclostomata* und *Cheilostomata* unter den *Bryozoa* spielen eine große Rolle. *Asteroidea* und *Ophiuroidea* dürften nicht selten gewesen sein, von Seeigeln treten *Regularia* (besonders *Cidaroidea*), *Holoctypoidea* und *Asternata* stark hervor, von *Pelmatozoa* nur *Articulata* (besonders *Comatulidae, Pentacrinidae* und *Apiocrinidae*), und Röhrenwürmer sind oft sehr häufig. Abgesehen von der wichtigen Rolle der *Hexacorallia* (speziell der *Astraeidae* und †*Thamnastraeidae*) und von dem Vorkommen von *Scyphozoa* ist von *Cnidaria* nicht viel bekannt, dagegen ist von Schwämmen die reiche Entfaltung der

Tetraxonia (besonders *Lithistida*), *Hexactinellida, Monaxonia,* der †*Pharetrones* und *Sycones* hervorzuheben, endlich die gute Vertretung von Einzelligen: *Nassellaria* und *Spumellaria, Rotaliidae,* sowie *Miliolidae, Textulariidae* und *Lituolidae.*

Aus den weitverbreiteten Land- und Süßwasserablagerungen der Trias kennt man als herrschende Tiere †*Theromora,* †*Dinosauria* und †*Labyrinthodonti,* sowie †*Parasuchia* und †*Nothosauria,* daneben die sehr seltenen und ältesten *Chelonia* und Säugetiere. *Lepidostei* und †*Ceratodus* bevölkern das Wasser, wenige holometabole Insekten bezeugen deren erstes Auftreten, *Estheriidae* sind sehr häufig, sonst ist aber von Wirbellosen wenig bekannt.

In den Triasmeeren herrschen ebenfalls Reptilien: †*Nothosauria,* †*Placodontia* und †*Mixosauridae*; *Lepidostei* sind unter den Ganoidfischen am reichsten entwickelt. Haie sind aber noch sehr wenige gefunden. Von *Crustacea* sind nur langschwänzige *Decapoda* und *Ostracoda* hervorzuheben. Von Cephalopoden sind die ältesten †*Belemnoidea* bei weitem nicht so wichtig wie die überaus reich entfalteten †*Proammonitida,* und unter Schnecken und Muscheln treten siphonate ganz zurück. *Terebratulidae* und *Rhynchonellidae,* daneben aber auch †*Spiriferacea* spielen eine große Rolle, weniger *Bryozoa cyclostomata.* Unter den Stachelhäutern sind nur *Cidaroidea* und †*Encrinidae* (*Articulata*) in erwähnenswerter Häufigkeit vertreten. Weiterhin spielen zwar Riffkorallen (*Hexacorallia,* besonders *Astraeidae* und †*Amphiastraeidae*) eine große Rolle, nicht aber *Spongiae,* und von den Einzelligen ist nichts bemerkenswert als die sehr geringe Rolle der *Foraminifera.*

Da aus dem Silur und Kambrium fast nur marine Faunen bekannt sind und das Paläozoikum offenbar besonders lang war, rechtfertigt sich ebenfalls eine Zweiteilung.

Im jüngeren **Paläozoikum** herrschen unter den Land- und Süßwasserbewohnern †*Stegocephali* und †*Theromora, Dipnoi monopneumones, Crossopterygii, Heterocerci* und †*Acanthodii,* im Perm auch †*Ichthyotomi* und im Devon †*Arthrodira* und †*Ostracodermi.* Von Wirbellosen sind aus Perm und Karbon die ältesten Insekten (besonders *Blattoidea* und †*Palaeodictyoptera*) und Spinnen (†*Anthracomarti*), sowie *Syncarida* und unter den Muscheln die †*Anthracosiidae* hervorzuheben und auch aus dem Devon *Merostomata* und *Phyllopoda* (*Estheriidae*).

Im Meere finden sich von Wirbeltieren nur Fische, vor allem †*Heterocerci, Crossopterygii,* auch †*Acanthodii* und zahlreiche unsichere *Plagiostomi* (†*Cochliodontidae,* †*Petalodontidae* usw.), sowie †*Cladoselachii,* im Devon auch †*Arthrodira* und †*Ostracodermi.* Von *Arthropoda* sind nur wenige höhere Krebse, *Merostomata,* †*Archaeostraca* und *Ostra-*

coda, sowie einige †*Trilobita* erwähnenswert. Sehr reich sind aber die *Cephalopoda* vertreten: *Nautiloidea,* †*Proammonitida,* †*Goniatitida* und im Oberdevon auch †*Introsiphonata,* von Schnecken besonders *Rhipidiglossa* (vor allem †*Bellerophontidae* und †*Euomphalidae*), im Devon auch †*Tentaculiten.* Von den Muscheln treten *Aviculidae,* †*Cardioconchae* und integripalliate *Homomyaria* hervor, viel charakteristischer ist aber die Häufigkeit von †*Cryptostomata* unter den *Bryozoa* und von *Testicardines* (besonders *Strophomenacea* und †*Spiriferacea*). Unter den Stachelhäutern treten die †*Palaeoregularia* und *Asterozoa* zurück gegen die Formenfülle der *Pelmatozoa* (besonders †*Camerata,* †*Fistulata,* †*Flexibilia* und †*Blastoidea*). *Annelida* sind wahrscheinlich gut entwickelt, sehr stark †*Tetracorallia* und †*Tabulata,* im Devon auch †*Stromatoporidea* und einige †*Graptolithi axonophora.*

Von Spongien sind aber nur †*Lithistida* und lyssacine *Hexactinellidae* reichlich vertreten, von *Radiolaria* vorherrschend *Spumellaria* und von *Foraminifera* †*Fusulinidae, Rotaliidae, Textulariidae,* im Unterkarbon auch *Astrorhizidae.*

In den Meeren des Altpaläozoikums spielen nur im Obersilur †*Ostracodermi* und *Merostomata* eine Rolle, sonst ist aber von Wirbeltieren und höheren *Arthropoda* sehr wenig bekannt. Dafür sind †*Archaeostraca* und *Ostracoda* (fragliche *Podocopa*) nicht selten, und es herrschen †*Trilobita.* Neben ihnen treten im Silur *Nautiloidea* am meisten hervor, auch sind †*Tentaculiten* und †*Conulariidae,* mehr noch *Rhipidoglossa* und *Capulidae* häufig und von Muscheln †*Cardioconchae, Taxodonta,* sowie †*Ambonychiidae.* Eine viel größere Rolle als diese spielen jedoch *Brachiopoda,* im Kambrium *Ecardines,* im Silur †*Spiriferacea,* †*Pentameracea* und *Strophomenacea.* Im Silur sind auch †*Cryptostomata* und *Cyclostomata* häufig und besonders *Pelmatozoa* (vor allem †*Cystoidea* außer †*Blastoidea,* †*Camerata* und †*Fistulata*). Auch *Annelida* sind nicht selten und von *Cnidaria* †*Tetracorallia,* †*Tabulata,* †*Heliolitidae,* †*Stromatoporidea* und †*Graptolithi* reich entfaltet, im Kambrium finden sich von ihnen aber fast nur †*Archaeocyathidae* und †*Dendroidea.* Auch einige *Lithistida* und lyssacine *Hexactinellida* sind vertreten und von *Radiolaria* besonders *Spumellaria,* auffällig ist aber die Seltenheit von *Foraminifera.*

In dem mittleren und unteren Kambrium treten zwar nur †*Trilobita* und *Brachiopoda Ecardines* in größerer Formenmenge auf, man kennt aber schon aus dem unteren (*Olenellus* Zone) †*Opisthoparia* und †*Hypoparia* (†*Trilobita*), wenige unsichere *Podocopa* (*Ostracoda*), fragliche Muscheln, †*Hyolithidae* (?*Pteropoda*), ?*Patellidae* und *Capulidae* (*Gastropoda Ctenobranchia*), †*Volborthellidae* (?*Nautiloidea*), *Lingulacea* und *Stro-*

phomenacea (*Brachiopoda Ecardines* und *Testicardines*), fragliche Wurmspuren (†*Conodonta*) und *Scyphozoa*, ferner †*Archaeocyathidae* (? *Cnidaria*), lyssacine *Hexactinellida* und endlich unsichere *Globigerinidae* (*Foraminifera*).

Sogar schon aus dem Algonkium sind Reste mehrerer Tiergruppen bekannt, nämlich fragliche †*Gigantostraca* (*Merostomata*), Wurmfährten, unsichere Reste von †*Hyolithidae* (Bd. 1, S. 226), Stiele von *Pelmatozoa*, endlich *Nassellaria*, sowie *Spumellaria*, was wichtige **Schlußfolgerungen** erlaubt.

Da wir nämlich schon in den ältesten fossilführenden Schichten die Wirbellosen vielfach differenziert und sogar in so kompliziert gebauten Formen, wie z. B. Krebsen, reichlich vertreten finden, und da wir mächtige, sicher sedimentäre Gesteine präkambrischen Alters, z. T., wie oben erwähnt, mit Fossilresten kennen, müssen wir mit Sicherheit annehmen, daß schon lange vor dem Auftreten der kambrischen Faunen reiches Leben auf der Erde vorhanden war. Gewiß können wir hoffen, noch weitere Tierformen in jenen Formationen nachzuweisen, aber kaum, einigermaßen genügenden Aufschluß über diese ältesten Faunen oder gar über ihre Vorläufer zu erhalten. Denn in der langen, seit dem Kambrium verflossenen Zeit sind nur zu viele der damaligen Ablagerungen zerstört, durch chemische und physikalische Einwirkungen ihrer erkennbaren Fossilreste beraubt oder durch jüngere Ablagerungen völlig verdeckt und in den Tiefen der Erde oder am Grunde der Meere verborgen worden. Es besaßen wahrscheinlich auch sehr viele der ältesten Tiere keine oder nur unter den günstigsten Bedingungen fossil erhaltungsfähige Teile.

Über die Anfänge des Lebens auf der Erde und die erste Differenzierung der Tierstämme, sogar auch vieler Klassen und Ordnungen Wirbelloser und über alle damit zusammenhängenden Fragen kann also die Paläozoologie keine direkte Auskunft gewähren.

Wir kennen ferner zwar Vertreter aller Tierstämme in fossilem Zustande, von den meisten Stämmen sind aber nur einige Klassen oder kleinere Abteilungen gut vertreten, nur von wenigen: den *Echinodermata*, *Mollusca*, *Arthropoda* und *Vertebrata* sind fast alle Klassen in zahlreichen, gut erhaltenen Resten nachgewiesen, doch sind auch hier die *Holothurioidea*, *Protracheata*, *Arachnoidea*, *Myriapoda*, *Tunicata*, *Acrania* und *Cyclostomata* nicht oder nur recht spärlich aus der geologischen Vergangenheit bekannt.

Eine wichtige gesicherte Erkenntnis ist, daß sich die übergroße Mehrzahl der fossilen Formen trotz mancher Fremdartigkeit im Einzelnen ohne Zwang in das zoologische System der rezenten Tiere einreihen

läßt. Wenn das für einige Gruppen der Wirbellosen, wie die †*Stromatoporidea* (Bd. 1, S. 71), †*Graptolithi* (Bd. 1, S. 73), †*Receptaculida* (Bd. 1, S. 95) und †*Conulariidae* (Bd. 1, S. 226) noch nicht zutrifft, so kann ebenso gut unsere mangelhafte Kenntnis daran Schuld sein wie der Umstand, daß wirklich ganz eigenartige, ausgestorbene Typen vorliegen. Immerhin zwingen einige wenige fossile Gruppen, eigene Unterklassen für sie aufzustellen, z. B. die †*Cystoidea* (Bd. 1, S. 124), und gar nicht selten eigene Ordnungen, z. B. besonders bei *Pelmatozoa* (Bd. 1, S. 113 ff.) und *Reptilia* (S. 73 ff.). Die Zahl der nur fossil bekannten Familien aber ist, abgesehen von den *Protozoa*, eine recht stattliche und die der Genera und besonders der Arten schon bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse in mehreren umfangreichen Tiergruppen eine größere als die, welche für die Gegenwart aufgestellt ist.

In dem Auftreten der nur fossil bekannten Tierformen läßt sich nun eine klare Gesetzmäßigkeit insofern erkennen, als ihre Zahl und Bedeutung ganz allmählich zunimmt, je weiter wir in die Vergangenheit zurückgehen. Jedoch ist die Schnelligkeit dieser Anderung bei den verschiedenen Tiergruppen sehr verschieden und zwar im allgemeinen bei den niederer organisierten am geringsten. Auch in der Vergangenheit pflegten in Form und Größe spezialisierte Tierformen relativ kurzlebig, niedere und wenig spezialisierte langlebig zu sein. So kommt es, daß wir aus dem Diluvium und Jungtertiär zahlreiche noch rezente Arten von Wirbellosen kennen, aus den älteren Zeiten immer weniger, daß aus dem Mesozoikum eine ziemliche Anzahl noch lebender Gattungen bekannt ist, aus dem Paläozoikum aber kaum auch jetzt lebende Arten, nur wenige Gattungen, z. B. *Estheria* (*Entomostraca*), *Lingula, Discina, Crania* und *Rhynchonella* (*Brachiopoda*), *Globigerina, Lagena, Textularia* (*Foraminifera vitrocalcarea*) und sogar nur eine geringe Zahl von rezenten Familien. Dabei gehen die Säugetierarten kaum bis in das ältere Diluvium zurück und nur wenige Genera, wie *Didelphys, Erinaceus, Sciurus, Viverra, Herpestes* und *Tapirus* bis in das Mitteltertiär, dagegen kennt man einige Reptil- und Knochenfischgenera, wie *Crocodilus* und *Trionyx*, sowie *Diplomystus* (*Clupeidae*) schon aus der oberen Kreidezeit, Haifische und Rochen, wie *Notidanus, Cestracion, Squatina* und *Rhinobatus*, sogar schon aus dem oberen Jura (S. 19 und 42).

Als Beispiele unter den Wirbellosen seien die Seeigel erwähnt, von welchen man wenige rezente Arten schon im Miocän fand und niedere Gattungen, wie *Cidaris* und *Salenia*, bis weit in das Mesozoikum hinein (Bd. 1, S. 163). Bei *Brachiopoda* und *Foraminifera* kennt man sogar niedere Gattungen, wie *Discina, Lingula, Globigerina* und *Lagena*, schon aus dem älteren Paläozoikum.

Die zeitliche Dauer einer Tierart oder Gattung ist also anscheinend niemals eine unbegrenzte und sicherlich eine sehr verschieden lange. Im Allgemeinen sind ferner die „persistenten Typen“ die niederer organisierten, bald anscheinend immer formenarme und nie individuenreiche, wie z. B. *Discina* und *Lingula*, sowie *Limulus*, bald nur zeitweise sehr formenreiche und allgemein verbreitete, z. B. *Rhynchonella* oder doch individuenreiche, z. B. *Globigerina* und †*Orthoceras*.

Damit steht im Einklang, daß sich auch bei größeren systematischen Einheiten die höher stehenden nicht so langlebig erweisen, bei den noch lebenden sich also nicht so weit in die Vergangenheit zurückverfolgen lassen als die niederen, z. B. Säugetiere und Vögel nur bis in das Mesozoikum, Reptilien bis in das oberste Karbon, Amphibien bis in das untere Karbon oder ?Oberdevon und Fische bis in das Ober- oder ?Untersilur, ferner *Malacostraca* bis in das Devon oder ?Oberkambrium *Entomostraca* bis in das unterste Kambrium (Bd. 1, S. 301), *Cephalopoda dibranchiata* bis in die Trias, *Tetrabranchiata* bis in das Kambrium (Bd. 1, S. 263).

Es sind aber schon jetzt nicht wenige Ausnahmen bekannt, z. B. kennt man so hoch spezialisierte Säugetiere wie die †*Mastodontinae* (S. 219) aus dem Quartär bis Oligocän und *Chiroptera* bis in das Obereocän zurück (S. 179), den *Decapoden Eryon* (Bd. 1, S. 296), sowie *Limulus* (Bd. 1, S. 306) und *Nautilus* (Bd. 1, S. 236) schon aus der Trias und so hochstehende Wirbellose, wie echte Skorpione, sogar schon aus dem Obersilur (Bd. 1, S. 309).

Man darf also auch hier, wie fast immer in den biologischen Wissenschaften, nur von einer Regel und Gesetzmäßigkeit, nicht von einem Gesetze sprechen, denn der Abweichungen und direkten Ausnahmen sind zu viele.

Jedenfalls ist jetzt schon gesichert, daß in der Vergangenheit die höher stehenden Organismen immer mehr zurücktreten, so daß die Faunen bei höherem geologischen Alter nicht nur immer fremdartiger werden, sondern auch einen immer primitiveren Charakter annehmen. Abgesehen von der ärmlichen kambrischen Fauna (S. 258) sind sie aber alle recht mannigfaltig, wenn auch die altpaläozoischen infolge des Zurücktretens von Wirbeltieren, sowie von höheren *Crustacea*, *Tetrabranchiata*, Muscheln und Schnecken bei weitem nicht so differenziert erscheinen als die jüngeren.

Ein allgemein gültiges Gesetz scheint ferner zu sein, daß größere Tiergruppen, die einmal verschwunden sind, nicht wieder erscheinen, z. B. †*Graptolithi* (Unterkarbon), †*Blastoidea* (Perm), †*Conulariidae* (unterer Jura), †*Trilobita* (Perm), †*Ammoniten* (oberste Kreide), †*Be-*

lemniten (Eocän), †*Ostracodermi* (Oberdevon), viele marine Reptilien (obere Kreide); für Genera und Arten sind allerdings scheinbare Ausnahmen im Folgenden (S. 279) noch zu erörtern.

Allerdings ist bei der Frage nach dem völligen Verschwinden einer fossilen Tiergruppe wie bei der nach ihrem Auftauchen insofern Vorsicht geboten, als beides nur scheinbar sein kann, wenn nämlich die Angehörigen einer Gruppe im Laufe der Entwicklung fossil erhaltungsfähige Hartteile erwerben, bzw. verlieren. Es ist jedoch bei den eben erwähnten Gruppen keinerlei Anhalt geboten, derartiges anzunehmen. Bei vielen Schnecken aber, die kein oder nur ein rudimentäres Gehäuse haben, weist die Ontogenie und vergleichende Anatomie daraufhin, daß sie von normal beschalten abstammen (Bd. 1, S. 227). Jedoch ist es den Paläontologen noch nicht gelungen, im Einzelnen das Rudimentärwerden fossiler Schneckenschalen zu verfolgen. Es ist auch zwar mehrfach die Behauptung aufgestellt worden, die Ammoniten seien am Ende der Kreidezeit nicht ausgestorben, sondern z. B. *Argonauta* (Bd. 1, S. 253) sei ein Nachkomme mit rudimentärer Schale. Der zeitliche und morphologische Abstand dieser nur bis in das Pliocän zu verfolgenden Gattung von den Ammoniten ist aber durch nichts überbrückt, und es ist noch nicht einmal der ernste Versuch gemacht worden, bei den jetzt so reichlich bekannten kretacischen Ammoniten eine allmähliche morphologische Annäherung an *Argonauta* oder auch nur ein Rudimentärwerden des Siphos und der Septen nachzuweisen (Bd. 1, S. 256 und 261).

2. Tiergeographie und Oekologie in der geologischen Vergangenheit.

Eine noch auffälligere Erscheinung der geologischen Vergangenheit als die Verschiedenheit der sich zeitlich folgenden Tierformen ist der Wechsel in der Rolle, die sie spielen, und in ihrer geographischen Verteilung, denn diesen Wechsel sehen wir rascher und stärker als jenen auftreten, wenn wir in die Vergangenheit zurückgehen.

Ein treffliches Beispiel dafür ist deshalb bei den Säugetieren auf S. 222ff. etwas eingehender erörtert worden. Aber auch für andere Tiergruppen trifft das zu, denn im Diluvium waren z. B. jetzt nordische Arten von Mollusken und Foraminiferen in westeuropäischen Meeren vorhanden, andererseits stehen die miocänen Mollusken Europas jetzigen Warmwasserbewohnern aus der Umgebung der Senegalmündung am nächsten, die oligocänen und eocänen Fische Belgiens sind gleichfalls in der Mehrzahl südlichen Formen verwandt, und für viele mitteltertiäre Reptilien Europas und Nordamerikas (S. 115), sowie für zahlreiche Insekten des eocänen Bernsteins von Ostpreußen, wie z. B. die jetzt nur

in den Tropen bis zum Mittelmeergebiet verbreiteten Termiten, gilt dasselbe.

Sind uns aber solche Verhältnisse im Diluvium und Tertiär ziemlich verständlich als Beweise einst stärkerer oder schwächerer Entwicklung der verschiedenen Tiergruppen, und vor allem durch den Klimawechsel und die starken Verschiebungen der Grenzen von Land und Meer erklärlich, so sind derartige Fragen für das Mesozoikum und Paläozoikum noch sehr wenig geklärt. Wir können hier nur von den Anfängen einer tiergeographischen Erkenntnis bei den Festland- und Süßwasser-bewohnenden Reptilien sprechen (siehe S. 119ff.). Das massenhafte Vorkommen kalkabsondernder Meeresbewohner (z. B. *Globigerinidae* und bodenbewohnende, kalkschalige *Foraminifera*, Riffkorallen, große und dickschalige Muscheln und Schnecken) erlaubt auch Rückschlüsse auf das Vorhandensein von warmem Wasser (Bd. 1, S. 27). Darnach waren in der oberen Kreidezeit, nach der Verbreitung der †*Rudistae* (*Heterodonta*, Bd. 1, S. 206) zu schließen, allerdings ähnliche Zonen wie zur eocänen Nummulitenzeit vorhanden (siehe Bd. 1, S. 42 und die Karte bei S. 40!). Die Verteilung der älteren Korallenriffe (Bd. 1, S. 97ff.) spricht aber für z. T. ganz abweichende Verhältnisse, und im Oberkarbon z. B. findet sich die Massenentwicklung der †*Fusulinae* (Bd. 1, S. 43) in den Meeren, die sich in Europa und Nordamerika bis zum 80° n. Br. und quer durch Vorder- und Zentralasien bis Japan ausdehnten, und die südlichsten im Amazonasgebiet, am Golf von Suez, sowie auf Sumatra. Die Verteilung endlich der jurassischen und unterkretacischen marinen Conchylien, besonders der daraufhin genauer studierten †*Ammoniten* und †*Belemniten* läßt zwar das Vorhandensein tiergeographischer Unterschiede erkennen, lieferte aber bisher noch keine einwandfreien Beweise für die Ausbildung deutlicher klimatischer Zonen. Überhaupt erscheinen die marinen Faunen dieser und der älteren Zeiten nach dem bisherigen Stande der Kenntnisse gleichmäßiger über weite Strecken verteilt als im Känozoikum. Dieser Umstand läßt unsere noch so sehr lokal beschränkte Kenntnis jener älteren Faunen als nicht so unzulänglich erscheinen, wie sie es bei dem Vorhandensein stark verschiedener tiergeographischer Reiche und Provinzen sein müßte.

Wenn wir ferner natürlicherweise über die Lebensweise fossiler Tiere und über die ökologischen und biologischen Verhältnisse der früheren Zeiten noch sehr ungenügend unterrichtet sind, so wissen wir doch schon in einigen Fällen mit Sicherheit, daß nahe Verwandte jetzt lebender Formen in ihrer Lebensweise oder doch in ihrem Aufenthaltsorte von den rezenten erheblich abwichen (S. 292ff.). Es sei nur an die auf S. 205 und 219 besprochenen, der Kälte angepaßten Nashörner und Mammute

des Diluviums erinnert, daran, daß die ostsibirischen Mammute noch heute dort wachsende Grasarten fraßen, an gewisse Fische der oberen Kreide (S. 41) und den *Eryon* (*Decapoda*, Bd. 1, S. 292) des obersten Jura Europas, die allem Anschein nach im Gegensatz zu den jetzigen Tiefseebewohnern im Seichtwasser lebten, und endlich an *Limulus* und Verwandte (*Merostomata*), die früher anscheinend vor allem das Süßwasser bewohnten, während der jetzige *Limulus* nur in marinen Küstengewässern vorkommt. Derartige Tatsachen mahnen selbstverständlich zu großer Vorsicht bei Analogieschlüssen in Beziehung auf die Lebensweise.

Ziemlich gesichert erscheint aber doch, daß dieselben Rollen im Lebenshaushalte der Tierwelt zu verschiedenen Zeiten von oft gar nicht verwandten Tiergruppen gespielt wurden. So dürften die *Brachiopoda* im Paläozoikum den Platz eingenommen haben, den von da an in immer steigendem Maße die Muscheln besetzten, die †*Parasuchia* der Trias spielten im Süßwasser die Rolle der *Crocodilia*, viele †*Dinosauria* und vor allem †*Theromora* die fleisch- und pflanzenfressender Säugetiere, †*Pterosauria* die von fischfressenden Vögeln und †*Ichthyosauria*, †*Mosasauria*, †*Plesiosauria* usw. die von Walen, *Pinnipedia* und gewissen spitzzähnigen Haien des Känozoikums.

Welcher Wechsel in den Lebensgemeinschaften im Laufe der Zeiten stattfand, kann ein Vergleich der fossil erhaltungsfähigen jetzigen Korallenriff-Fauna mit der eines mittelpaläozoischen Riffes am besten beleuchten. *Madrepora*, *Porites*, auch *Fungia*, *Maeandrinae* und andere *Hexacorallia*, untergeordnet *Heliopora* und *Tubipora* (*Alcyonaria*), sowie *Millepora* (*Hydrozoa*) sind jetzt die wichtigsten Riffbauer der *Cnidaria*, aber neben Kalkalgen spielen kalkige *Foraminifera*, besonders *Perforata* und Kalkröhrenwürmer oft eine ebenso große Rolle. Gewisse Knochenfische, dekapode Krebse, vor allem Krabben, dickschalige Muscheln und Schnecken, *Euechinoidea*, See- und Schlangensterne, sowie *Holothuria* bevölkern in Massen und in großem Formenreichtum den üppigen Wohnort.

Damals aber bauten †*Tetracorallia*, besonders †*Cyathophyllidae* und †*Axophyllidae* in Stöcken und Einzelformen, †*Tabulata* und †*Stromatoporidea* die Masse der Riffe auf, manchmal aber auch †*Cryptostomata* und *Cyclostomata* (*Bryozoa*). Dickschalige *Brachiopoda articulata*, Schnecken und †*Megalodontidae* (Bd. 1, S. 205), sowie zahlreiche †*Camerata*, †*Fistulata* und einige andere *Pelmatozoa* waren seine auffälligsten Bewohner.

3. Paläozoologie und Entwicklungstheorie.

A) Beweise für den Grundgedanken der Entwicklungstheorie.

In der Einleitung (Bd. 1, S. 12 ff.) sind die Beziehungen der Paläontologie zur Deszendenztheorie nur ganz kurz berührt worden, und in

den zusammenfassenden Kapiteln über die einzelnen Tierklassen ist bloß auf deren systematische (= spezielle) Phylogenie Bezügliches mehr oder weniger ausführlich besprochen worden. Die weittragenden Probleme der Theorie müssen jedoch selbstverständlich auf breiterer Basis erörtert werden, wobei natürlich nur auf die Bedeutung der Paläozoologie für jene eingegangen und lediglich das Wichtigste hervorgehoben werden kann.

Der Klarheit halber ist dabei der Grundgedanke der Theorie von den Anschauungen über die Stammesgeschichte und über die Ursachen der Entwicklung auseinanderzuhalten. Dieser Grundgedanke läßt sich kurz folgendermaßen ausdrücken: „Alle Organismen haben sich aus anders (und in der Regel einfacher) gearteten im Laufe der Zeit (infolge natürlicher Vorgänge) entwickelt. Alle Arten und höheren systematischen Einheiten sind deshalb bei genügender Kenntnis nicht scharf voneinander abzugrenzen, und alle Organismen sind unter sich stammverwandt.“

Diese Theorie erscheint gegenwärtig durch so viel Beweise aus dem Gebiete der biologischen Wissenschaften gestützt, daß sie fast allgemeine und volle Anerkennung gefunden hat. Der Paläozoologe kann aber, wie schon auf S. 13 in Band 1 begründet wurde, höchstens Wahrscheinlichkeitsbeweise für ihre Richtigkeit beibringen und gegnerischen Anschauungen den Boden entziehen.

In dieser Beziehung ist zunächst wichtig, daß die Paläontologie im Verein mit der Geologie bisher zwar nicht erlaubt, die Vergangenheit mit bestimmten Jahreszahlen zu messen, aber doch zu dem Schluß nötigt, daß seit dem Beginn der uns bekannten Lebewelt, also seit dem Ende des Präkambriums, viele Jahrmillionen verflossen sind. Es steht demnach wohl reichlich Zeit für die allmählichen Umgestaltungen der Lebewelt zur Verfügung, die seitdem nach der Entwicklungstheorie stattgefunden haben sollen (Bd. 1, S. 17).

Wenn wir ferner von den oft ausgedehnten Facieswechseln (Bd. 1, S. 15) absehen, ist die **Fauna** jeder Formationsstufe zwar verschieden von den vorhergehenden und folgenden, aber den zeitlich am nächsten stehenden am ähnlichsten. Stets geht eine Anzahl von Arten und eine noch größere von Genera usw. durch eine mehr oder minder große Zahl solcher Stufen auch an den Formationsgrenzen hindurch, wie die Ausführungen auf S. 260ff. genugsam zeigen.

Die Erörterungen auf S. 255ff. beweisen auch, daß von einer einmaligen oder periodisch wiederholten Entstehung oder Schöpfung der Tierwelt und von etwa damit in Zusammenhang stehenden periodischen Vernichtungen der ganzen Faunen keine Rede sein kann. Denn die einzelnen Tiergruppen treten zu den verschiedensten Zeiten und an den verschie-

densten Orten (siehe speziell die Säugetiere auf S. 234 ff.!) erstmalig auf und verschwinden in ebenso wechselnder Weise wieder.[1])

Im ganzen und großen also scheinen sich nach allem die Faunen allmählich und gesetzmäßig von der fremdartigen und niederen kambrischen Fauna an (S. 258) bis zu der vielfach differenzierten der Gegenwart zu entwickeln.[2])

Ein wichtiger Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Theorie liegt ferner in der Möglichkeit, die so eigenartige und im Wechsel der Zeiten so verschiedene **geographische Verbreitung** (S. 262 ff.) der Tiere zu erklären, die besonders bei diskontinuierlicher Verbreitung unverständlich erscheint. Die Befunde der Paläozoologie und Geologie lassen sich hier am besten mit der Annahme der Entwicklungstheorie vereinen. Darnach entstand jede natürliche Tiergruppe zu einer bestimmten Zeit lokal (Entstehungszentrum), breitete sich dann je nach der Gunst der Verhältnisse aus, besonders wenn topographische Änderungen, z. B. Entstehung von Landverbindungen bzw. von Meeresstraßen, dies ermöglichten, und konnte hierauf wieder bei Ungunst der Verhältnisse lokal vernichtet oder doch durch topographische Änderungen in räumlich getrennte Gebiete isoliert werden, um sich zuletzt womöglich nur in Gebieten, wo sie von Feinden oder ungünstigen Verhältnissen besonders wenig bedroht war, zu erhalten. Die so verschiedene Verbreitung der Tiergruppen ist deshalb nicht nur von ihrer Organisation und der in ihr bedingten Möglichkeit größerer oder geringerer Ortsveränderungen abhängig, sondern vor allem von ihrer wechselvollen und sehr verschieden langen Vorgeschichte.

Als Beispiel einer allmählichen Einschränkung einer einst weit verbreiteten Gruppe sei nur an die Lungenfische, speziell an die *Ceratodontidae* erinnert (S. 44). Die besten Belege für das eben Ausgeführte finden sich aber bei den Säugetieren, wobei hier nur auf die Ausführungen über *Proboscidea* (S. 240) und über die *Camelidae* (S. 237) verwiesen sei, welch letztere ein typisches Beispiel für eine zuletzt diskontinuierliche Verbreitung und für eine Aufklärung über ihre Entstehungsgeschichte sind.

Auf einem ganz anderen Gebiete liegen die vermutlichen Beziehungen der Stammesgeschichte zur Ontogenie. In letzterer treten nämlich bei sehr vielen Tieren Stadien auf, die nach der Ansicht vieler Anhänger der Deszendenztheorie Hinweise auf Organisationszustände

---

1) Über scheinbare Ausnahmen siehe S. 311 ff.!

2) Über die Entwicklung aus niederem Zustand zu einem höheren siehe S. 280 ff.!

erwachsener Ahnen der betreffenden Art sind (Bd. 1, S. 13). Die Ontogenie soll, allerdings stark abgekürzt, die Phylogenie repetieren.

Der Paläozoologe muß nun im Falle des Zutreffens dieser Anschauung bei günstigen Erhaltungsbedingungen die betreffenden Ahnenstadien in richtiger Zeitenfolge in Fossilresten auffinden können. Die Bedeutung dieses „**biogenetischen Gesetzes**“ ist aber in neuerer Zeit von Seite der Embryologen sehr eingeschränkt und angezweifelt worden, es lassen sich aber doch so manche Befunde am besten damit vereinigen.

Es sei nur an das regulär gebaute Jugendstadium des irregulären Seeigels *Hemiaster* (Bd. 1, S. 157, Fig. 191) erinnert und daran, daß in der Tat die *Regularia* geologisch älter und wohl die Vorfahren der *Irregularia* sind (Bd. 1, S. 162). Ferner ist das gestielte und allseitig getäfelte *Pentacrinus*-Stadium von *Comatula* (Bd. 1, S. 117, Fig. 141) zu erwähnen nebst der Tatsache, daß *Comatulidae* sich nur bis in den Jura zurückverfolgen lassen, während im Paläozoikum fast nur gestielte *Crinoidea* und darunter relativ viele im Bau jenem Stadium gleichende *Larviformia* (Bd. 1, S. 118) vorkommen. Man bezeichnete sie eben deshalb so, weil man sie für „persistente Embryonaltypen“ hielt.

Im Schloß der Muscheln, in der Sutur und Skulptur der †*Ammonites* (Bd. 1, S. 259) z. B. im Vorhandensein der goniatitischen Lobenlinie bei den ältesten Ammoniten und in der Jugend bei den geologisch jüngeren, auch in der Ähnlichkeit der *Limulus*-Larve (Bd. 1, S. 306, Fig. 377) mit erwachsenen paläozoischen *Xiphosura* gibt es weitere Beispiele.

Auch unter den Wirbeltieren, speziell unter den Säugetieren, kennt man schon zahlreiche derartige Fälle, z. B. haben die Zahnwalembryonen einen äußerlich erkennbaren Hals und relativ weit vorn gelegene Nasenlöcher, die geologisch ältesten Wale (S. 187, Fig. 171) dementsprechend eine längere Halswirbelsäule und viel weiter vorn gelegene Nasenlöcher als die jungtertiären bis rezenten; endlich sind bei den jetzigen Wiederkäuern in der Jugend die dritten und vierten Metapodien noch nicht zu einem *Canon*-Bein verschmolzen, ein Zustand, der sich bei ihren eocänen Vorläufern dauernd findet (S. 200, Fig. 184).

Zur Vorsicht mahnt aber z. B. das Armgerüst des Brachiopoden *Magellanea* (Bd. 1, Fig. 208, S. 177). Es durchläuft nämlich Stadien, die sich tatsächlich bei anderen Gattungen von *Terebratulidae* dauernd finden, aber *Magellanea* ist schon in der Trias nachgewiesen, jene aber erst in viel jüngeren Schichten.

Diese Regel ist also doch durch zu wenig zeitlich sich folgende fossile Stadien belegt und durch zu zahlreiche Ausnahmen und Bedenken gefährdet, um von großer Bedeutung zu sein. Viel wichtiger und be-

weiskräftiger als sie ist deshalb die eigentümliche Tatsache, daß ontogenetisch oft Organe sich entwickeln und dann wieder rückbilden, ehe sie zu ihrer Funktion gelangt sind, z. B. Riechmuscheln bei Zahnwalembryonen und vordere Zähne auch im Unterkiefer rezenter Seekühe (S. 220). Manchmal sind auch gewisse Organe zwar zeitlebens vorhanden, ihrer Ausbildung nach aber keiner normalen Funktion fähig, z. B. sehr kleine Afterzehen bei Huftieren (Fig. 186, S. 201 und Fig. 213, S. 226), die Becken rezenter Seekühe (Fig. 221 *F*), ganz kleine Zähne bei vielen Säugetieren (Fig. 163, S. 181 und Fig. 187 *B*, P 1, S. 203).

Die rätselhafte Erscheinung solcher „**rudimentärer Organe**" erklärt die Entwicklungstheorie damit, daß bei den Ahnen der damit ausgestatteten Tiere diese Organe voll und funktionsfähig ausgebildet waren, daß sie aber im Laufe der Stammesentwicklung vor allem infolge von Anpassung an eine andere Lebensweise überflüssig und funktionslos wurden und dann zwar durch Vererbung sich noch ontogenetisch anlegten und entwickelten, aber in immer unvollkommenerem Maße, bis sie zuletzt völlig schwinden. Trifft diese Deutung zu, so muß der Paläozoologe Reihen von zeitlich sich folgenden Tieren finden können, die als Ahnen der betreffenden Formen in Betracht kommen und die, je höher ihr geologisches Alter ist, jene Organe in immer besser ausgebildetem und zuletzt in offenbar funktionsfähigem Zustande zeigen.

Trotz der Unvollständigkeit unseres derzeitigen Wissens ist das tatsächlich schon mehrfach gelungen. Bei den Seekühen z. B. kennt man nicht nur eocäne Vorläufer, die zeitlebens ein vollständiges Gebiß haben, sondern auch schon die theoretisch geforderte Reihe der Beckenausbildung von *Halicore* bis zu diesen zurück (Fig. 221). Ebenso lassen sich bei Paar- und Unpaarhufern, z. B. bei *Equidae*, in ziemlich geschlossener Reihe die Afterzehen bis zu funktionierenden Seitenzehen zurückverfolgen (Fig. 213, S. 226, Fig. 188, S. 203 und Fig. 194, S. 207). Ähnlich steht es bei sehr vielen *Monodelphia* mit dem Gebiß, das bei geologisch älteren in immer vollständigerem Zustand bis zu dem vollen Besitz der primitiven Zahnformel $\frac{3.1.4.3}{3.1.4.3}$ nachzuweisen ist (S. 155 und S. 234 ff). Endlich sind bei den ältesten bekannten *Cetacea* wohl ausgebildete Riechmuscheln und offenbar auch Riechnerven vorhanden gewesen (Fig. 13, S. 10).

Hier sind auch die **Atavismen** zu erwähnen, im Sinne der Entwicklungstheorie gelegentliche, vereinzelte Rückschläge auf einen in der Stammesentwicklung einst normalerweise vorhandenen Zustand. Einige *Cidaridae* der unteren Kreide, die mehr als 20 Tafelreihen besitzen (Bd. 1, S. 150), sollen z. B. an deren Vorläufer, die †*Palaeoregularia* (Bd. 1, S. 156 ff.) erinnern, manche Ammoniten der Kreide (Bd. 1, S. 259,

Fig. 332) in ihrer Lobenlinie an die triasischen †*Ceratitidae*. Endlich ist das *Foramen entepicondyloideum* zu erwähnen, das im *Humerus* der *Hylobatidae* und *Simiidae* fehlt, bei 1—2 Proz. des heutigen Menschen aber, wenn auch in unvollkommenem Zustande, vorkommt, und das sich bei allen primitiven Säugetieren des ältesten Tertiärs regelmäßig findet, ja schon bei gewissen Reptilien (S. 107) und †*Stegocephali* (S. 60) auftritt. Allerdings muß der Paläozoologe den schwierigen Nachweis bringen, daß es sich bei solchen Fällen nicht etwa nur darum handelt, daß wir die zeitlich und morphologisch verknüpfenden Formen noch nicht gefunden haben. Bei jenen ceratitischen Ammoniten z. B. kann er dies nur insofern tun, als er darauf hinweist, daß sich nie eine Spur davon in der ganzen Juraformation fand, obwohl sie in vielerlei marinen Facies und reich an Ammoniten-Resten aus allen möglichen Gegenden der Erde bekannt ist.

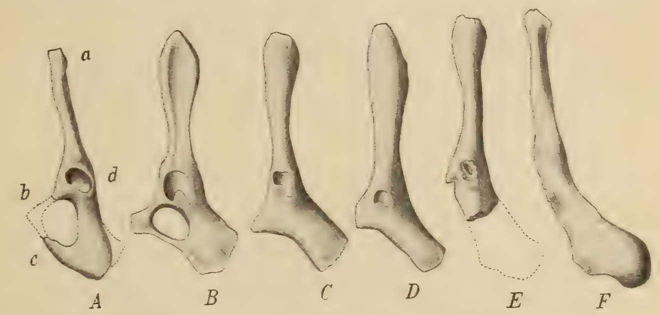


Fig. 221. *Halicoridae* (O. *Sirenia*).

Linke Beckenhälfte von außen. (*A* aus Andrews 1906, *D* aus v. Oort 1903, *B, C, E, F* aus Abel 1907). *A* †*Moeritherium* Obereocän, Ägypten, primitivster Proboscidier, 1/12. *B* †*Eotherium aegyptiacum Owen*, Mitteleocän, Ägypten, 1/6 ungefähr, *C* †*Eosiren libyca Andrews*, Obereocän, Ägypten, 1/6 ungefähr, *D* †*Halitherium Schinzi Kaup*, Mitteloligocän bei Mainz, Hessen, 1/8 ungefähr, *E* †*Metaxytherium Petersi Abel*, Obermiocän bei Wien, 1/8 ungefähr, *F Halicore australis Owen*, Rezent, Indopazifischer Ozean, 1/6 ungefähr. Das älteste *Halicoridae*-Becken gleicht dem eines primitiven Landsäugetieres, das *Ilium a* und das *Ischium* bleibt ähnlich, das *Os pubis b*, die zu ihm reichende Spange *c* und die Gelenkgrube *d* für das *Femur* werden allmählich rückgebildet, und die relative Gesamtgröße des Beckens nimmt ab.

Von der größten Wichtigkeit ist natürlich, ob man tatsächlich allmähliche **Abänderungen der Arten** nachweisen kann. Hier hat der Paläozoologe mit der großen Schwierigkeit zu kämpfen, daß er es nur mit Resten von Tierleichen zu tun hat, also die systematischen Einheiten nur morphologisch und zwar bloß auf fossil erhaltungsfähige Hartteile und nicht auch physiologisch begründen kann, und daß er weder den Vorgang der Abänderung selbst direkt zu beobachten, noch Experimente über Fortpflanzung, Vererbung, Variieren usw. anzustellen in der Lage ist. Annalogieschlüsse aus der Gegenwart müssen ihn deshalb in hohem Maße unterstützen. Vor dem Biologen hat er nur voraus, daß er hoffen kann, die Reste der wirklichen Ahnen in normaler zeitlicher Folge zu finden, und daß sein Material ihm eine Übersicht über die Zustände

in außerordentlich langen Zeiten gegenüber der sehr kurzen Beobachtungsdauer der Experimentatoren gestattet.

Bei der vorliegenden Frage ist nun vor allem notwendig, die verschiedene Art und Weise auseinander zu halten, in der kleine morphologische Unterschiede auftreten können. Schon wegen der Bedeutung der Morphologie und Systematik für den Paläozoologen rechtfertigt sich deshalb eine kurze Auseinandersetzung darüber.

Zunächst erleiden die Hartteile oft im Laufe der Ontogenie erhebliche Formänderungen, die, wie auf Seite 267 ff. ausgeführt wurde, auch von stammesgeschichtlicher Bedeutung sein können (z. B. Bd. 1, S. 11, Fig. 10; S. 27, Fig. 30; Bd. 2, Fig. 66, S. 61; Fig. 103, S. 106). Daneben sind auch häufig Geschlechtsunterschiede in Betracht zu ziehen (Bd. 1, S. 271, S. 282, Fig. 351; Bd. 2, S. 2), selten Generationswechsel und bei Tierstöcken öfters Polymorphismus (Bd. 1, S. 69 ff.). Ferner können bei gleichzeitig lebenden Formen die Hartteile, abgesehen von krankhaften Umgestaltungen, durch grob mechanische Beeinflussung manchmal stark umgeformt werden, wenn z. B. dicht beisammen wachsende Austern sich gegenseitig an freier, normaler Ausgestaltung ihrer Schale und von deren Skulptur hindern oder sich dem Untergrund aufgewachsene und angeschmiegte Außenskelette dessen Form anpassen (Bd. 1, S. 27, Fig. 29 und Bd. 2, Fig. 222, S. 272).

Sodann ist eine verschieden starke individuelle Variabilität von Tieren festgestellt, die an einem Ort und in derselben Umgebung zusammenleben. Sie kann ein hohes Ausmaß erreichen, z. B. bei der *Foraminifere Peneroplis* (Bd. 1, S. 38, Fig. 43) und bei dem oberjurassischen Brachiopoden †*Pygope* (Bd. 1, S. 188, Fig. 226), pflegt bei wenig beweglichen Tieren stärker zu sein als bei den anderen (Fig. 222), bei äußeren Organen größer als bei inneren und bei rudimentär und funktionslos werdenden Organen besonders groß (Fig. 226, S. 274).[1]

Davon sind die Standortsvarietäten zu trennen, Formverschiedenheiten je nach der wechselnden Umgebung, aber oft in unmittelbarer Nachbarschaft, z. B. in durchschnittlicher Größe und Dicke der Schale bei Mollusken (Fig. 223, S. 273).

Endlich sind die Lokalvarietäten oder geographischen Abarten wichtig, also Formen, die in verschiedenen Gegenden vorkommen, und die sich

1) Auf die neuesten feinen Untersuchungen über individuelle, fluktuierende und diskontinuierliche Variabilität und daran anschließend über die de Vriessche Mutation (erbliche sprunghafte Variation S. 271), Mendelismus, Johannsens reine Linien usw. kann natürlich nicht eingegangen werden, schon weil der Paläontologe Bastarde nicht ausscheiden kann.

unabhängig von jenen anderen Variationen durch kleine, aber konstante Merkmale unterscheiden (Fig. 224, S. 273 und 225, S. 272).[1])

Falls nun die Annahme richtig ist, daß sich im Laufe der Zeit aus einer Art allmählich eine andere entwickelt, muß der Paläontologe von all diesen geologisch gleichzeitigen Formänderungen zeitlich sich folgende unterscheiden. Seit Jahrzehnten wendet er dafür zum Unterschied von jenen Variationen die Bezeichnung „Mutationen“ an. Sie wird aber leider von Biologen für sprunghafte und sofort erbliche Variationen, also in ganz anderem Sinne gebraucht, was zu Mißverständnissen führen muß. Sollen Reihen der Mutationen (im paläontologischen Sinne) beweisenden Wert haben, so dürfen sie nicht nur die vollständigen gestaltlichen Übergänge zwischen einer geologisch älteren Art *a* und einer geologisch jüngeren *e* in allen Merkmalen zeigen, sondern die Übergangsformen *b*, *c* und *d* müssen auch in richtiger Zeitenfolge nachgewiesen sein, und auch ein örtlicher Zusammenhang muß aufgezeigt werden, sei es, daß alle Reste sich in einem Gebiete finden, oder daß durch paläontologische und geologische Beweise die Wahrscheinlichkeit oder doch die Möglichkeit von Wanderungen dargetan wird. Dabei dürfen die geologisch älteren Formen *a*, *b* usw. noch neben ihren vermutlichen Nachkommen *c*, *d* usw. vorkommen, denn ausschlaggebend ist nur die Zeit des ersten Auftretens der Glieder einer solchen Reihe.

Erst wenn alle diese Forderungen erfüllt sind, kann man annehmen, daß die Mutationsreihe einer wirklichen „Stammreihe“ entspricht. Selbstverständlich kann das aber nur in den seltensten Ausnahmefällen durchgeführt werden, denn bei dem Wechsel, der in den Facies und in der Verteilung von Land und Meer immer wieder stattfand, bei den vielfachen nachträglichen Zerstörungen älterer Ablagerungen oder doch ihrer Fossilien und bei den Wanderungen der Tiere, die offenbar eine starke Rolle spielten (S. 234ff.), kann nur ausnahmsweise eine ununterbrochene Folge von Schichten gleicher oder doch ähnlicher Facies (S. 310), alle mit wohl erhaltenen Fossilien derselben Tiergruppe gefunden und eine klare Trennung jener gleichzeitigen und sich folgenden Formänderungen und Übergänge durchgeführt werden.

Deshalb kennt man zwar eine Anzahl ganz kurzer Stammreihen, aber nur sehr wenige von einem solchen Umfange, daß ununterbrochene Übergänge von einer Gattung zu einer anderen vorliegen. Bei Wirbellosen ist als Beispiel die jüngsttertiäre Reihe der Süßwasserschnecke *Vivipara* zu *Tulotoma* (Bd. 1, S. 232 und Bd. 1, Fig. 28, S. 26) zu nennen,

1) An den Grenzgebieten können natürlich auch Bastarde solcher Abarten vorkommen, also scheinbare Übergangsformen oder Varietäten.

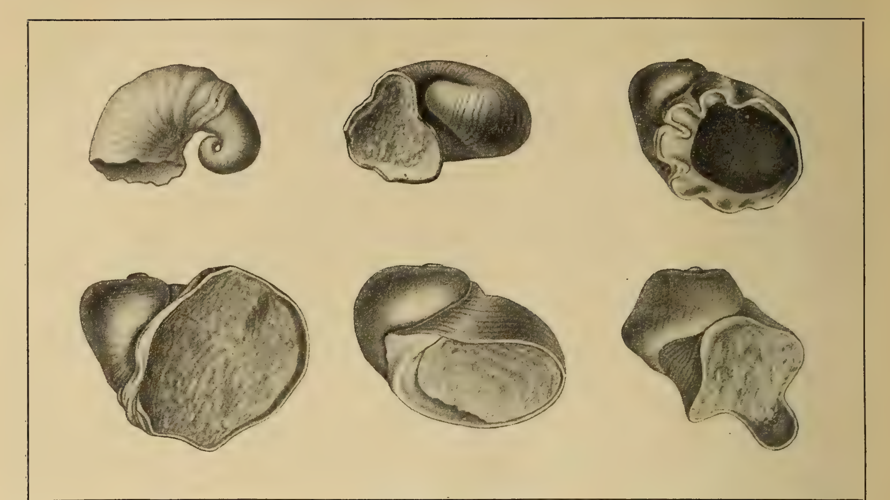


Fig. 222. †*Platyceras cornutum Hisinger* (O. *Ctenobranchia, Capulidae*). Obersilur, Gotland (aus Lindström 1884). Gehäuse der schmarotzenden Schnecke, $1^1/_2$—$^2/_1$. Gewinde sehr variabel, Form des Mundrandes verschieden, z. T. direkt der Form des Wirtes (wohl *Crinoidea*) angepaßt (siehe Bd. 1, Fig. 265, S. 218). Individuelle Variabilität.

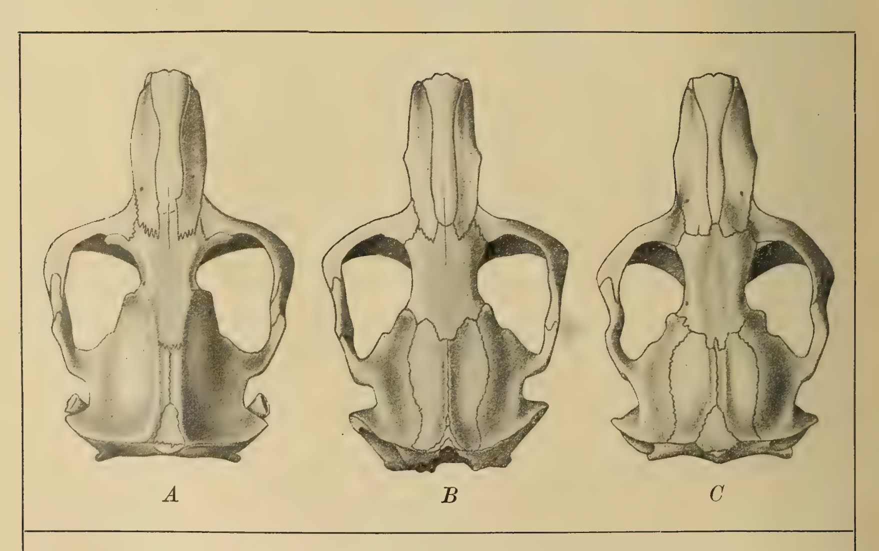


Fig. 225. *Geomys Raf.* (U. O. *Simplicidentata, Geomyidae*). Rezent, Nordamerika (aus H. Merriam 1895). Schädel erwachsener Männchen von oben, $^1/_1$. *A Geomys tuza Ord.* in Georgia, *B Geomys tuza mobilensis Merriam* in Süd-Alabama und Nordwest-Florida, *C Geomys tuza floridanus And. et Bach* in Florida. Geographische Abarten.

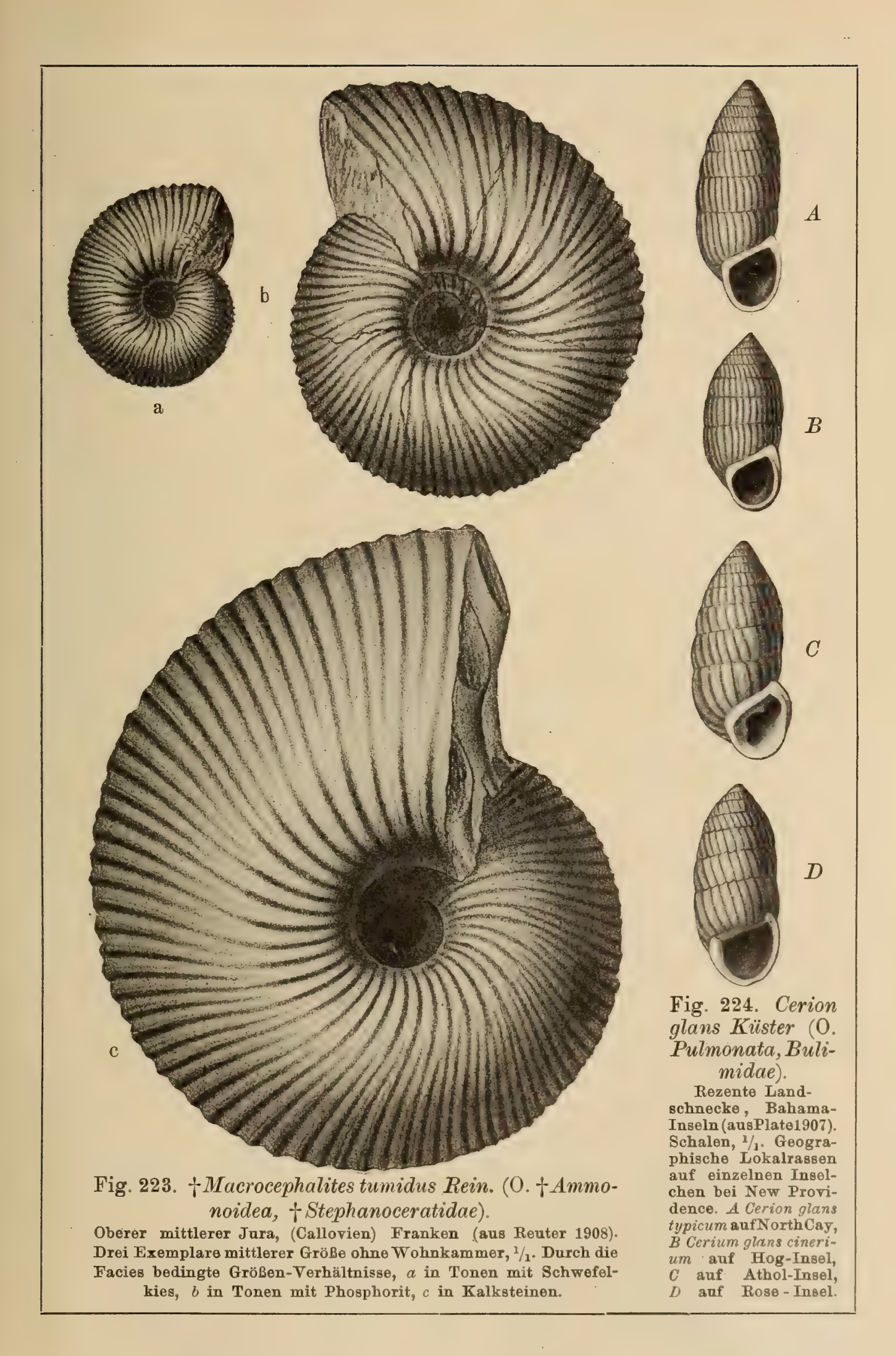


Fig. 223. †*Macrocephalites tumidus Rein.* (O. †*Ammonoidea*, †*Stephanoceratidae*).
Oberer mittlerer Jura, (Callovien) Franken (aus Reuter 1908). Drei Exemplare mittlerer Größe ohne Wohnkammer, $^1/_1$. Durch die Facies bedingte Größen-Verhältnisse, *a* in Tonen mit Schwefelkies, *b* in Tonen mit Phosphorit, *c* in Kalksteinen.

Fig. 224. *Cerion glans Küster* (O. *Pulmonata, Bulimidae*).
Rezente Landschnecke, Bahama-Inseln (aus Plate 1907). Schalen, $^1/_1$. Geographische Lokalrassen auf einzelnen Inselchen bei New Providence. *A Cerion glans typicum* auf North Cay, *B Cerium glans cinerium* auf Hog-Insel, *C* auf Athol-Insel, *D* auf Rose-Insel.

die aber einigen Bedenken unterliegt, unter den Säugetieren Reihen alttertiärer *Anthracotheriidae* Westeuropas (S. 197), sowie jungtertiärer †*Mastodontinae* Europas und endlich die auch in vollständigeren Skelettresten bekannte Reihe mitteleocäner bis pliocäner *Halicoridae* Ägyptens und Europas (S. 240 und Fig. 221, S. 269).

Die Mehrzahl der Stammreihen zeigt leider allerdings nur die Entwicklung einzelner Organe, so sind die der Säugetiere meistens nur auf das Gebiß begründet und die der Mollusken ausschließlich auf die Schale.

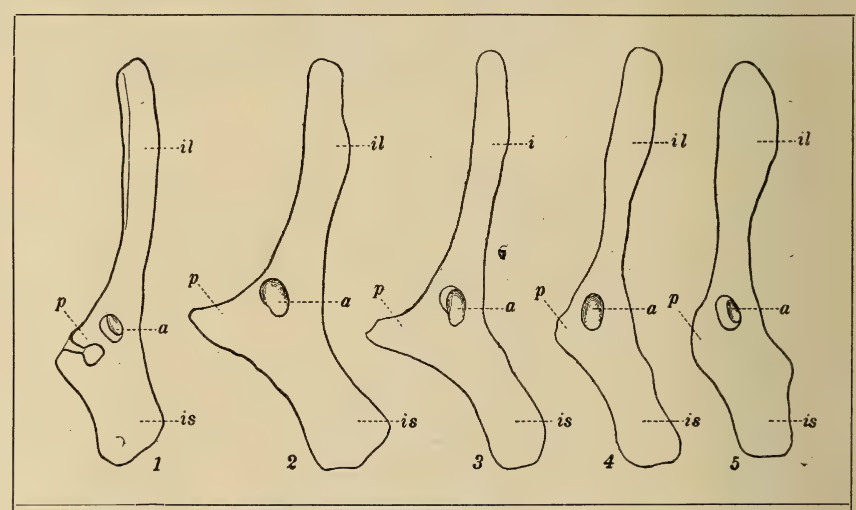


Fig. 226. †*Halitherium Schinzi Kaup.* (O. *Sirenia, Halicoridae*). **Mitteloligocän (Rupelton und Meeressand) bei Mainz, Hessen (aus Schmidtgen 1912). Rudimentäres Becken, stark verkleinert, sehr variabel.** *a* **Gelenkpfanne für** *Femur, il Ilium, is Ischium, p* **rudimentäres** *Os pubis* **sehr verschieden groß.**

Daß es sich bei den Stammreihen um etwas wesentlich anderes als um die individuelle Variabilität handelt, geht aus mehreren Unterschieden hervor. Zunächst ändern sich dabei oft Organe nicht unerheblich, die nur einer geringen Variabilität zu unterliegen pflegen, z. B. die Lobenlinien von Ammoniten, ferner gruppieren sich bei der Variabilität um eine Normalform die ihr zunächst stehenden Variationen als häufigste, während die extremen, besonders die sprunghaften Variationen am seltensten sind, und endlich ist die Variabilität in der Regel richtungslos und bei zweiseitig symmetrischen Tieren gewöhnlich rechts und links nicht gleichartig. Bei Stammreihen aber kann jedes Glied zwar eine solche Variabilität zeigen (Fig. 226 gegenüber Fig. 221, S. 269), die Reihe selbst aber ist bestimmt gerichtet, ohne Unterbrechungen und

Gruppierungen nach der Häufigkeit, und die Veränderungen finden bei symmetrischen Tieren stets symmetrisch gleichartig statt.

Z. B. entwickeln sich die paarigen Knochenfortsätze (Hornzapfen) der *Titanotheriidae* (S. 205 und Fig. 15, S. 12) aus unmerklichen Anfängen ganz allmählich, bis sie bei den geologisch jüngsten Formen zu stattlichen, je nach dem Geschlecht verschiedenen Hornzapfen geworden sind. Zunächst treten sie erst bei höherem Alter auf, bei den geologisch jüngeren Formen aber in immer früherem Lebensalter. Sie entstehen dabei in vier oder fünf Stammreihen unabhängig voneinander zu etwas verschiedenen geologischen Zeiten an der Grenze der *Frontalia* und *Nasalia*, und zwar erheben sie sich bei Formen mit langgestreckten Schädeln vor allem auf den *Nasalia*, bei solchen mit kurzen Schädeln hauptsächlich auf den *Frontalia*.

Viel häufiger als Stammreihen zu finden sind wir in der Lage, die einzelnen stammesgeschichtlichen Entwicklungsstufen in der richtigen Zeitenfolge nachzuweisen, z. B. bei *Dipnoi* (Fig. 227) und in Annäherung an eine Stammreihe bei den *Equidae* (Fig. 188, S. 203 und Fig. 194, S. 207), aber solche „Stufenreihen" können natürlich nicht von so überzeugender Beweiskraft sein, denn sie zeigen nur in mehr oder weniger groben Zügen, wie die Stammreihen wahrscheinlich verliefen. Auch hier sind uns in der Mehrzahl der Fälle nur Stufenreihen einzelner Organe genauer bekannt. Übrigens wird mehrfach angenommen, daß die Entwicklung vielfach und sogar in der Regel nicht allmählich sondern sprungweise erfolgte, worauf noch zurückzukommen ist (S. 279).

Von Bedeutung ist endlich, ob es gelingt, auch die **Abstammung größerer systematischer Einheiten** voneinander wenigstens wahrscheinlich zu machen. Hier ist zunächst hervorzuheben, daß viele unserer systematischen Einheiten keine natürlichen sein dürften, denn bei der Unvollkommenheit unserer Kenntnisse können auf Grund äußerlicher Ähnlichkeiten gar nicht näher miteinander verwandte Tiere in Gruppen zusammengefaßt werden (S. 280 u. 300 ff.). Ferner ist nach den Ausführungen auf S. 259 gar nicht zu erwarten, daß wir in der uns bekannten Reihe fossilführender Formationen die Ahnen der großen Tierstämme, sowie mehrerer Klassen und sogar kleinerer Abteilungen der Wirbellosen finden, da diese sich jetzt schon bis in das Kambrium scharf getrennt zurückverfolgen lassen, und da überdies viele solcher Ahnen, z. B. fast alle *Protozoa*, niedersten *Coelenterata*, beinahe sämtliche Würmer, auch die *Tunicata* und *Acrania* kaum fossil erhaltungsfähige Teile besessen haben. Nach den auf S. 271 gemachten Bemerkungen dürfen wir endlich nicht hoffen, einigermaßen geschlossene Stammreihen oder auch nur Stufenreihen zwischen größeren Tiergruppen schon bei dem heutigen Stande der Kenntnisse nachweisen zu können.

Immerhin konnte in den Erörterungen über die Stammesgeschichte mancher Tiergruppen schon einiges Diesbezügliche erwähnt werden, z. B. über altpaläozoische Übergangsformen zwischen den *Brachiopoda-Ecardines* und *Testicardines* (Bd. 1, S. 191), über die größere Ähnlichkeit paläozoischer *Merostomata* mit den *Scorpionida* usw. (Bd. 1, S. 308), ferner über die jungpaläozoischen †*Palaeodictyoptera* und die gleichaltrigen Übergänge zu verschiedenen höherstehenden Insektenordnungen (Bd. 1, S. 325).

Unter den Wirbeltieren sei auf die Ähnlichkeit der devonischen *Dipnoi* und *Crossopterygii* verwiesen (Fig. 37, S. 28

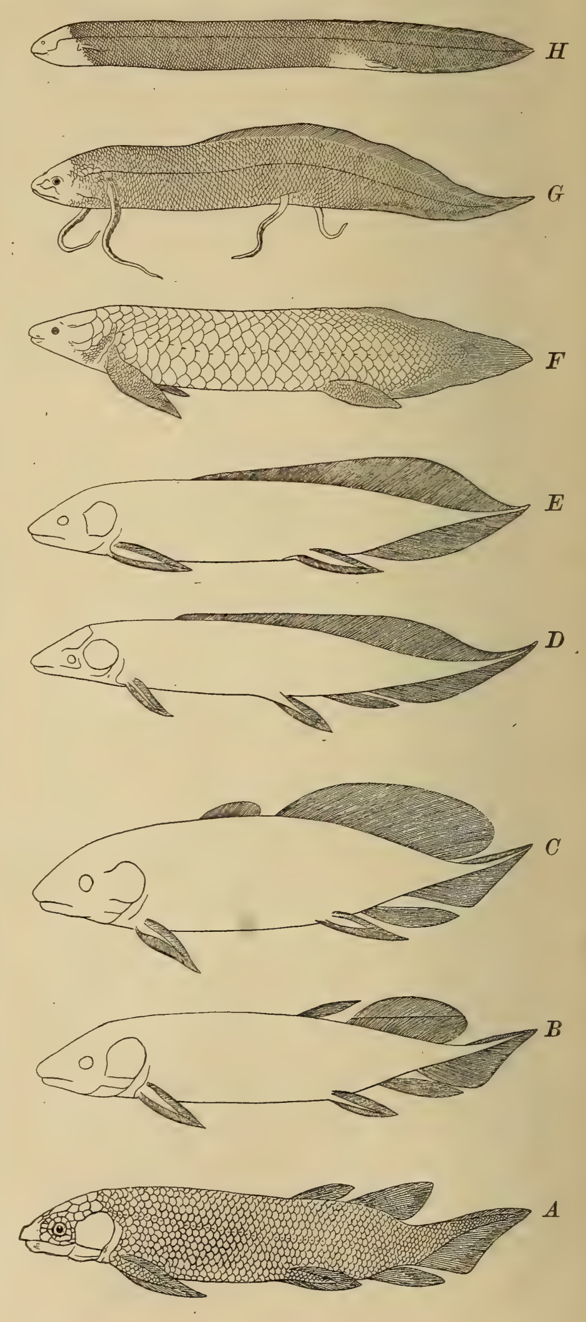


Fig. 227. *Dipnoi*. Stufenreihe (wenig abgeändert aus Dollo 1895). Allmähliche Entstehung der Aalform durch Reduktion des Hautskelettes, Verschmelzung der unpaaren Flossen und Streckung des Körpers. *A* †*Dipterus Valenciennesi Sedgwich et Murch.* $^1/_6$ nat. Gr. Unterdevon, Schottland. *B* †*Dipterus macropterus Traquair*, oberes Unterdevon. *C* †*Scaumenacia curta Whiteaves*, unteres Oberdevon, Kanada. *D* †*Phaneropleuron Andersoni Huxley*, oberes Oberdevon, Schottland. *E* † *Uronemus lobatus Ag.*, Unterkarbon, Schottland. *F Epiceratodus Forsteri Krefft*, Rezent, Queensland. *G Protopterus annecteus Owen*, Rezent, Westafrika. *H Lepidosiren paradoxa Fitzinger*, Rezent. Unterer Amazonenstrom.

und Fig. 53, S. 42), auf die der jungpaläozoischen †*Stegocephali* mit permischen †*Cotylosauria* (Fig. 66, S. 61 und Fig. 105, S. 108) und auf die der triasischen †*Theriodontia* (Fig. 110, S. 111) mit primitiven Säugetieren. Endlich ist hier noch zu erwähnen, daß die ältesten tertiären *Insectivora, Rodentia, Primates, Carnivora* und Huftiere sich sehr viel näher stehen als ihre Nachfolger.

Auf Grund solcher Tatsachen hat man mehrfach geglaubt, sogenannte „Kollektivtypen" gefunden zu haben, Gruppen von Tieren, welche die primitiveren Eigenschaften mehrerer höher spezialisierter Tiergruppen in einer Weise vereinigt besitzen, daß diese sich von ihnen ableiten ließen, z. B. die †*Palaeodictyoptera,* †*Stegocephali,* jene paleocänen Säugetiere. Bei näherer Kenntnis zeigt sich aber fast stets, daß diese vermeintlichen Kollektivtypen entweder sich doch in die verschiedenen, ihnen nahe stehenden Gruppen aufteilen lassen, oder daß sie eigenartige Spezialisierungen neben ihren primitiven Eigenschaften besitzen.

Wie in all diesen Fragen ist die Hervorhebung des geologischen Alters von größter Bedeutung. Bei sämtlichen hier genannten Beispielen finden wir nämlich die gestaltlichen Annäherungen verschiedener Tiergruppen in Zeitabschnitten, in welchen wir die wirkliche Entwicklung vermuten müssen. Wir können z. B. bei den erwähnten Säugetierordnungen vielfach verfolgen, wie ihre tertiären Angehörigen mit höherem geologischen Alter den paleocänen primitiven Formen und damit den Mitgliedern der anderen in Betracht kommenden Ordnungen immer ähnlicher werden, und wir müssen vermuten, daß die Hauptentwicklung der Säugetiere vom Ende des Mesozoikums an stattfand.

Ebenso ist sehr bemerkenswert, daß diejenigen Vögel, welche im Besitz von Zähnen und amphicölen Wirbeln die meiste Reptilähnlichkeit zeigen, die geologisch ältesten sind (S. 141), daß der allerälteste bekannte, †*Archaeopteryx* (Fig. 130, S. 143), zwar gewiß schon als echter Flugvogel bezeichnet werden muß und kaum als direkter Ahne der geologisch jüngeren Vögel in Betracht kommt, aber am reptilähnlichsten ist, und daß wir gerade aus gleichzeitigen und älteren Schichten Reptilien kennen, die †*Ornithischia* (S. 88ff.), die mehr Ähnlichkeit mit Vögeln zeigen als alle anderen.

Eine Reihe von Befunden der Paläozoologie läßt sich also am besten mit der oben (S. 265) präzisierten Grundidee der Entwicklungstheorie vereinbaren, während zur Zeit keine wissenschaftliche Gegentheorie besteht, die ihnen auch nur einigermaßen gerecht werden könnte.

B) Bemerkungen über die Stammesgeschichte.

In welcher Weise die Stammesgeschichte der einzelnen Tiergruppen tatsächlich verlief, ist natürlich eine äußerst wichtige Frage, die sich sogleich bei der Annahme des Grundgedankens der Entwicklungstheorie ergibt. Gerade der Paläozoologe ist nun fast allein in der Lage, hierauf Antwort zu geben, da er die Reste der Ahnen in der richtigen räumlichen und zeitlichen Verteilung finden kann, während dem Biologen im Wesentlichen nur indirekte Schlüsse in bezug auf sie möglich sind. Wie aber schon in der Einleitung (Bd. 1, S. 13) betont wurde, und wie aus den zusammenfassenden Kapiteln über die einzelnen Tierklassen genugsam zu ersehen ist, können bei dem jetzigen Stande der Kenntnisse nur Anfänge, Vermutungen und kurze Bruchstücke einer Stammesgeschichte erwartet werden. Das genauer ausgeführte Kapitel über die Säugetiere (S. 233ff.) zeigt besonders, mit welch verwickelten Verhältnissen zu rechnen ist, und so erübrigt sich, hier nochmals auf solche Einzelheiten einzugehen. Vielmehr handelt es sich darum, allgemein wichtige Ergebnisse, vor allem Gesetzmäßigkeiten und Regeln zu erörtern.

Daß zunächst die grundlegende Frage, ob die Tiere alle aus einer Urform oder doch wenigstens aus einer einzigen Gruppe von solchen, also monophyletisch, sich entwickelt haben oder nicht, keine Lösung erfahren kann, geht aus den Ausführungen über die ältesten bekannten Tierreste hervor (S. 259 und 275). Im einzelnen spricht vieles für eine große Bedeutung **polyphyletischer Abstammung**. Man kann nämlich öfters mehrere Stammreihen oder wenigstens Stufenreihen nahe verwandter Tiere, besonders bei Huftieren, verfolgen, die längere Zeit ziemlich parallel nebeneinander herlaufen, und es ist geradezu auffällig wie selten es gelingt, ein deutliches Konvergieren solcher Reihen zu einer gemeinsamen ältesten Form hin zu beobachten. Man findet manchmal, z. B. bei miocänen *Halicoridae,* daß mehrere Arten einer Gattung ungefähr gleichzeitig sich in gleicher Richtung umwandeln, so daß neue Arten entstehen, die so viel gemeinsam haben, daß man sie wiederum in eine Gattung zusammenfassen muß, die also zwar nicht aus einer Art hervorgegangen, aber doch nicht polyphyletisch entstanden ist. Man hat aber ferner vielfach Anhaltspunkte, daß selbst kleine systematische Gruppen polyphyletisch sind, z. B. sogar die Gattung *Equus,* die demnach keine natürliche und in zwei gestaltlich nicht zu trennende Gattungen aufzulösen wäre (Bd. 2, S. 237).

Manches spricht auch für die Möglichkeit, daß aus einem längere Zeit ziemlich gleichartig bleibenden Tierstamm wiederholt Formen hervorgehen, die immer wieder aussterben, und die sich so ähnlich sind,

daß man geneigt ist, sie in eine systematische Einheit zusammenzufassen. Das bekannteste Beispiel für solche „**iterative Entstehung**“ sind die mit einer flachen und einer gewölbten Klappe versehenen *Pectinidae*, die im unteren Jura, in der Kreide und im Oligocän immer wieder aus ziemlich gleichklappigen *Pectinidae* hervorzugehen scheinen, und von welchen in den dazwischenliegenden Formationsstufen sich keine Spur findet (Fig. 228).

Die anscheinend oft ziemlich rasche Entfaltung vieler Tiergruppen, z. B. von †*Clymenia* im Oberdevon (Bd. 1, S. 244 und 257) oder der Säugetiere im ältesten Tertiär, und das Mißlingen des Suchens nach feineren Übergängen hat übrigens zu der Anschauung geführt, daß die **Entwicklung** im Wesentlichen

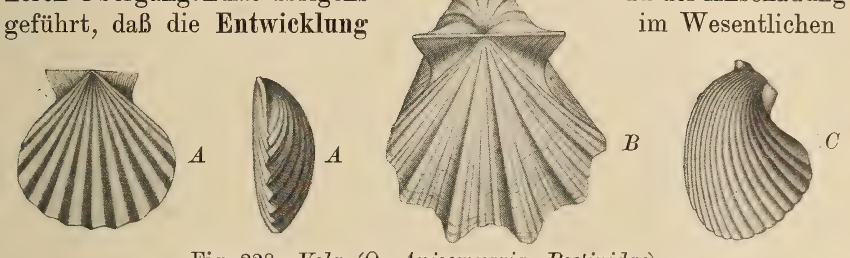


Fig. 228. *Vola* (O. *Anisomyaria*, *Pectinidae*).

A Vola †prodoana Vern. et Coll. (1852) Unterer Jura (Lias). Anchuela del Campo, Spanien Ansicht der flachen Klappe und von vorn, $^1/_1$. *B Vola* (†*Janira*) †*atava Römer.* Unterste Kreide (Neokom), St. Croix, Frankreich (verbessert aus Pictet et Campiche 1868/71). Von der gewölbten Klappe ist nur der Wirbel sichtbar, $^2/_3$. *C Vola †arcuata Brocchi* (1814). Oligocän, Rocchette bei Asti, Norditalien. Gewölbte Klappe schräg von vorn, $^1/_1$.

sprungweise verlaufe. Besonders auffällig ist in dieser Hinsicht das jetzige Bild der Entwicklung der *Tele ostomi.* Während nämlich aus dem Devon nur ganz wenige †*Palaeoniscidae* bekannt sind, spielen sie plötzlich im Karbon eine sehr große Rolle, und während im Perm nur ein erster *Lepidostier* sich findet, herrschen schon in der Trias die *Lepidostei*, ebenso kennt man nur wenige *Teleostei* aus dem Jura, eine große Zahl aber schon aus der unteren Kreide. Es erscheint aber doch fraglich, ob die dahin gedeuteten Ergebnisse nicht auf Lücken unserer Kenntnisse beruhen, es gibt wenigstens einleuchtende Gründe für die Seltenheit des Auffindens geschlossener Stammreihen (S. 271), und der doch schon mehrfach gelungene Nachweis solcher Reihen bezeugt zum mindesten, daß allmähliche Entwicklung eine Rolle spielte (S. 289).

Eine viel besser gesicherte und wichtige Erkenntnis ist, daß **gleichsinnig verlaufende Formänderungen** innerhalb einer größeren Tiergruppe in allen möglichen Stammreihen und Stufenreihen zwar ungleich schnell, aber doch ungefähr gleichzeitig stattfinden. Es gilt das vor allem von einer allmählichen Größenzunahme der Tiere, die geradezu eine Ge-

setzmäßigkeit bildet, und worauf noch zurückzukommen ist (S. 283ff.). Deshalb sei hier nur an die Umdrehung der Siphonaldüten und die Komplikation der Sutur bei den Ammoniten erinnert (Bd. 1, S. 259), an die Reduktion des Hautskelettes bei Fischen (S. 45) und an die bei allen möglichen tertiären *Monodelphia* stattfindende knöcherne Abschließung der Augenhöhle, Reduktion der Zahnzahl, Komplikation der Backenzahnkronen, Rückbildung von seitlichen Zehen usw. (S. 161 und 240ff.).

Infolge solcher gleichsinnig verlaufender Änderungen kann bei einseitiger Betrachtung gleichzeitiger Formen eine ungefähr gleich hohe Organisationsstufe für den Beweis systematischer Zusammengehörigkeit gehalten werden. Darauf gegründete systematische Einheiten geben aber nur Querschnitte durch eine Gruppe phylogenetischer Reihen, wie es z. B. bei den in Band 1, S. 244 gewählten vorläufigen Ammoniten-Unterordnungen der Fall ist.

Bei genügendem Einblick in die Vorgeschichte muß eben der auf dem Boden der Entwicklungstheorie stehende Paläozoologe seine systematischen Einheiten ganz anders definieren als der Zoologe, der nur die heutige Fauna in Betracht zieht. Während z. B. dieser die *Equidae* als stattliche Einhufer mit hochkronigen und mit Schmelzfalten, sowie Cement versehenen Backenzähnen bezeichnet, definiert sie der Paläozoologe als eine Familie, deren Angehörige im Känozoikum ein Größenwachstum von kleinen bis zu stattlichen Formen zeigen, deren seitliche Zehen zu völliger Rückbildung unter Verstärkung der dritten neigen, und deren Backenzähne aus niederen Höckerzähnen zu der eben erwähnten Ausbildung streben (Fig. 193, S. 207 und Fig. 192, S 206).

Eine äußerst wichtige Bestätigung der Descendenztheorie ergibt sich darin, daß im Allgemeinen und in sehr vielen Einzelfällen im Großen wie im Kleinen eine **Entwicklung vom Niederen zum Höheren** stattgefunden hat. Allerdings ist im Einzelnen oft nicht leicht zu entscheiden, welche Organisation als die höhere anzusehen ist. Als gesichert ist aber hervorzuheben, daß in den verschiedenen größeren Tierstämmen ganz verschiedenartige Höhen erreicht werden; selbst innerhalb der *Monodelphia* z. B. sind bei den Huftieren die höchst stehenden Formen diejenigen mit den am stärksten rückgebildeten Seitenzehen, den kompliziertesten Molaren und mit Fortsätzen des Schädeldaches, bei Seekühen aber Formen mit möglichst rückgebildeten Hintergliedmaßen, Nasenbeinen und Zähnen und bei den Primaten Formen mit größter Entfaltung des Großhirns. Gerade diese Beispiele bieten auch gute Belege dafür, daß ein Tier in vielen Organen primitiv bleiben kann und nur in einigen spezialisiert zu werden braucht, die Primaten z. B. entfernen sich sämtlich in ihrer Zahn- und Zehenausbildung nicht viel von primitiven Säugetieren.

Wenn also auch die Begriffe niedere und höhere Organisation nur relativ und mit Vorsicht gebraucht werden dürfen, spricht doch schon der Gesamtcharakter der Faunen für die Annahme einer allgemeinen Höherentwicklung.

Die ältesten Faunen sind die niedersten und am wenigsten mannigfaltigen, und allmählich erst treten immer höher stehende Tiergruppen hervor und wird die Mannigfaltigkeit dadurch größer, daß wenigstens ein Teil der niederen daneben fortlebt (S. 255 ff.). Wenn auch einst, wie auf S. 264 ausgeführt ist, die Rolle mancher Tiergruppen von anderen gespielt wurde, so bemerken wir z. B. in den paläozoischen Marinfaunen doch nichts, was der Differenzierung der känozoischen nahe käme (S. 261). Dort mögen z. B. †*Trilobita*, †*Archaeostraca* und *Merostomata* das Zurücktreten höherer Krebse einigermaßen ersetzen und †*Arthrodira*, †*Ostracodermi*, eigenartige *Elasmobranchii*, sowie zahlreiche *Ganoidei* und *Dipnoi* den Mangel an modernen Haien, Rochen und der Fülle der *Teleostei* bis zu einem gewissen Grade ausgleichen, aber außer einigen Vögeln (Pinguinen), Schildkröten und Schlangen kommen jetzt auch drei sehr verschiedene Gruppen von Seesäugetieren: *Pinnipedia*, *Cetacea* und *Sirenia* im Meere vor.

Im Einzelnen braucht nur daran erinnert zu werden, daß irreguläre Seeigel, die mit Siphonen versehenen Muscheln und Schnecken, die *Malacostraca* und holometabolen, sowie die stechenden, leckenden und saugenden Insekten, die meisten Reptilgruppen, die primitivsten und ersten Vögel und Säugetiere erst im Mesozoikum auf- oder doch hervortreten, und daß erst im Känozoikum sich z. B. staatenbildende Insekten und höhere Säugetiere finden (S. 255 ff.).

Daß dieselbe Regel auch im Kleinen gilt, ist durch eine Fülle von Beispielen zu belegen. Es sei nur an die allmähliche Komplikation der Sutur in der Ontogenie und Phylogenie der Ammoniten erinnert, daran, daß vielfach sich zeigen läßt, daß durch starke Skulptur und endlich durch Stacheln ausgezeichnete Conchylien sich von einfacheren ableiten lassen, wofür die allmähliche Geweihentwicklung der jungtertiären Hirsche und die nur bei geologisch jüngeren Vertretern mehrerer Huftiergruppen zu findenden Schädelfortsätze Analoga bieten. Sehr instruktiv ist endlich auch die niedere Organisation des Hirnes bei allen alttertiären Säugetieren gegenüber der späteren starken Entwicklung speziell des Großhirns in mehreren Gruppen (Fig. 165, S. 183 gegenüber Fig. 160, S. 179 und Fig. 229 gegenüber Fig. 230, S. 283).

Daß auch in der Rückbildung oder doch Vereinfachung gewisser Organe eine Höherentwicklung gesehen werden kann, ist einleuchtend,

wenn man an bessere Anpassung an eine bestimmte Lebensweise denkt. Es sei hier nur an die allerdings erst ontogenetisch genau bekannte Stielrückbildung der *Comatulidae* erinnert (S. 267), an die mehrfach zu verfolgende Reduktion der Seitenzehen bei guten Läufern unter den Huftieren oder an die Vereinfachung des Gebisses bei den Fisch- und Cephalopoden fangenden *Denticeti* (S. 235).

Eine Gesetzmäßigkeit in der Höherentwicklung können wir auch in der Verminderung der Zahl gewisser Skelettelemente sehen, mit der zugleich gewöhnlich eine Festlegung der Zahl zu erfolgen scheint. Als Beispiele sind die †*Dichograptidae* (Bd. 1, S. 99) zu nennen, ferner die große

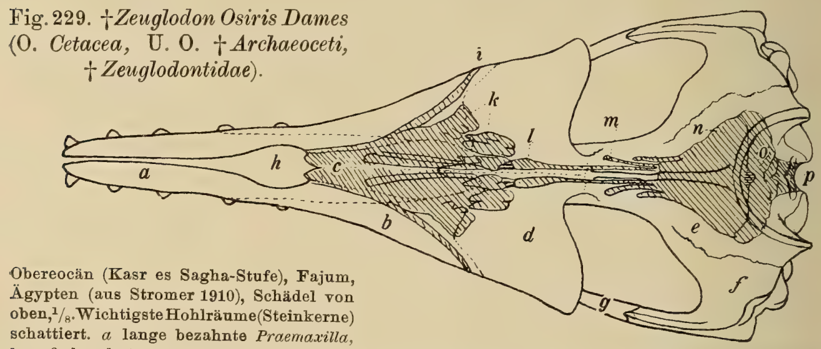


Fig. 229. †*Zeuglodon Osiris Dames* (O. *Cetacea*, U. O. †*Archaeoceti*, †*Zeuglodontidae*).

Obereocän (Kasr es Sagha-Stufe), Fajum, Ägypten (aus Stromer 1910), Schädel von oben, $^1/_8$. Wichtigste Hohlräume (Steinkerne) schattiert. *a* lange bezahnte *Praemaxilla*, *b* große bezahnte *Maxilla*, *c* gestreckte *Nasalia*, *d* breites *Frontale*, *e Parietale*, das Hirnhöhlendach bildend, *f Squamosum*, *g* gerades schwaches *Jugale*, *h* Nasenöffnung in halber Länge der Schnauze, *i* Tränenkanal von Augenhöhle zur Nasenhöhle (fehlt bei *Mysticeti* und *Denticeti*), *k* Nasenhöhle mit Nebenhöhlen und Muscheln, die den *Mysticeti* und *Denticeti* fehlen, *l* Raum für den ungewöhnlich langen Geruchslappen des Hirnes (bei *Mysticeti* und *Denticeti* rückgebildet), *m* Loch für den Sehnerven, *n* Raum für das kleine und kaum gefurchte Großhirn, *o* sehr breiter und kurzer Raum für das Kleinhirn, *p* Hinterhauptsloch mit daneben rückragenden Gelenkhöckern.

und wechselnde Tafelzahl paläozoischer Seeigel, sowie der †*Hydrophorida*, †*Carpoidea*, †*Thecoidea*, †*Camerata* und †*Fistulata* gegenüber den jüngeren Seeigeln bzw. den *Larviformia*, *Articulata* und †*Blastoidea* (Bd. 1, S. 114ff.), endlich die wechselnde und oft hohe Segmentzahl der im Paläozoikum herrschenden niederen *Crustacea* und speziell der †*Trilobita* gegenüber der geringen und konstanten Zahl der Segmente bei den geologisch jüngeren *Malacostraca*, im Einzelnen noch der Gegensatz der †*Archaeostraca* zu den *Leptostraca* (Bd. 1, S. 286). Unter den Wirbeltieren haben die *Teleostomi* eine sehr große und wechselnde Zahl von Schädelknochen und Zähnen, und diese Zahl und ihre Mannigfaltigkeit nimmt nicht nur im Großen über die Reihe der †*Stegocephali* und *Reptilia* bis zu den Säugetieren ab, sondern es läßt sich das auch im Kleinen verfolgen, z. B. bei den *Dipnoi* in den Schädelknochen von †*Dipterus* (Fig. 227, S. 276) im Devon bis zu *Epiceratodus* und in der Reduktion der

Zahl der Flossenstrahlen und z. T. auch der Wirbel bei *Ganoidei* und *Teleostei.*

Bei rudimentär werdenden Organen kommen aber Rückschläge, also Ausnahmen von dieser Regel vor; die hohe und wechselnde Zahl der Zähne bei geologisch jungen bezahnten Walen und bei der Seekuh *Manatus* gegenüber der primitiven, offenbar konstanten Zahnformel der †*Archaeoceti* (S. 187) und der eocänen Seekühe (S. 221) kann als Beleg dafür angeführt werden.[1])

Bei manchen Organen kommt aber auch als normale Höherentwicklung eine Vermehrung der Teile vor, z. B. der Loben bei vielen †*Ammonoidea*, der Zacken der Zähne der *Notidanidae* (Bd. 2, S. 19) und der Höcker der ursprünglich dreihöckerigen Backenzähne der meisten Säugetiere (S. 157), und vielfach findet dabei gleichzeitig eine Differenzierung der Teile statt. Im allgemeinen läßt sich aber viel häufiger eine Verminderung von Teilen beobachten und eine Umgestaltung durch Änderung ihrer Proportionen. Quantitative Änderungen spielen in dem uns bekannten Materiale die Hauptrolle; die Entstehung neuer Organe läßt sich nur sehr selten verfolgen, z. B. die von Hörnern (S. 275).

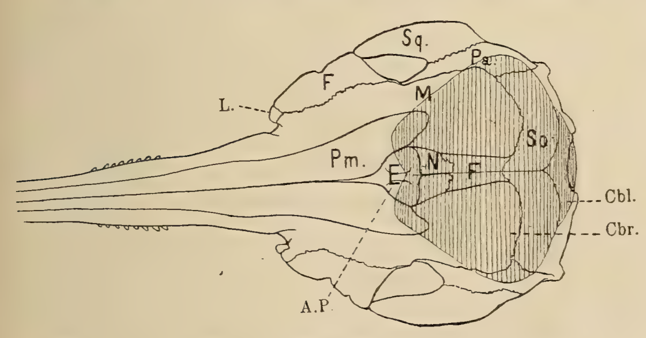


Fig. 230. *Pontoporia Blainvillei P. Gervais* (U. O. *Denticeti, Inidae*).

Rezent, *La Plata*-Mündung (aus Stromer 1908). Schädel von oben, 1/2. Hirnhöhle schraffiert. *AP* Nasenöffnung, *Cbr* Großhirnhöhle, *Cbl* Kleinhirnhöhle, *E Ethmoidale, F Frontale, L Lacrymale, M* Hinterende der *Maxilla, N* Rudiment des *Nasale, Pa* seitlich liegendes *Parietale, Pm* Hinterende der *Praemaxilla, So* großes *Supraoccipitale, Sq* Jochfortsatz des *Squamosum.*

Eine sehr wichtige Spezialisierung ist ferner offenbar in der **Größenzunahme** zu sehen. Wodurch die so verbreitete und durch viele Sammlungsobjekte scheinbar bestätigte Meinung von dem Vorherrschen „der Riesen der Vorzeit" entstand, ist in der Einleitung (Bd. 1, S. 4) schon klargelegt. Eine sehr große Zahl von Beispielen beweist uns mit Sicherheit, daß es im Gegenteil Regel war, daß die geologisch älteren Formen klein sind, die jüngeren an Durchschnittsgröße zunehmen und erst zu-

1) Es ist von Interesse, daß diese Zahnvermehrung sowohl bei *Denticeti* wie bei *Halicoridae* nur in der Region der Prämolaren stattzufinden scheint

letzt Riesen auftreten. In zahlreichen Stammreihen, speziell bei Säugetieren, ist dieses Größenwachstum schon im Einzelnen verfolgt, es sei nur an die *Equidae* (Fig. 193, S. 207 und Fig. 192, S. 206), *Camelidae* und †*Mastodontinae* (Fig. 209, S. 219 und Fig. 208, S. 218) erinnert.

Es scheint aber doch, daß es auch von dieser Regel Ausnahmen gibt, denn es ist wenigstens wahrscheinlich, daß die quartären Zwergformen von Elefanten und Flußpferden (S. 240) nicht primitiv, sondern sekundär klein geworden sind. Die vielfach vertretene Annahme übrigens, daß die geringe Größe dieser Formen mit ihrem Leben in räumlich sehr beschränkten Gebieten, auf Inseln, zusammenhänge, wird dadurch widerlegt, daß es jetzt im afrikanischen Urwaldgebiet gleichfalls solche Zwerge gibt und ein sehr kleines Flußpferd sich auch im Pliocän Nordafrikas findet.

Trotz dieser Ausnahmen kann man bei der Regel des Größenwachstums noch eine weitere Gesetzmäßigkeit in dem **zeitlichen Auftreten von Riesenformen** feststellen, obwohl hier natürlich besondere Vorsicht geboten ist, da es sich um Einzelfunde handelt, bei welchen durch neue Entdeckungen das Bild der Verbreitung immer wieder verändert werden kann, und da eine gewisse Willkür in der Wahl des Umfanges der Gruppe waltet, innerhalb welcher die Riesenform sich hervorheben soll.

Aus dem Paläozoikum sind uns als größte Formen überhaupt nur wenige Meter lange †*Orthoceras*, †*Gigantostraca* und Fische überliefert, erst im Mesozoikum treten so große Tiere auf, daß sie sich mit den heutigen größten messen können.

Die Tabelle auf Seite 286/7 zeigt ferner, daß bei zahlreichen Tiergruppen, über deren geologische Verbreitung und z. T. auch Entwicklung wir einigermaßen unterrichtet sind, die Riesenformen zur Zeit des Höhepunktes oder nach ihm und oft sogar kurz oder unmittelbar vor dem völligen Niedergang auftreten.

Man kennt aber auch hier Ausnahmen, z. B. finden sich die größten *Ostracoda*, †*Leperditia*-Arten (Bd. 1, S. 277), schon im Silur, der größte Isopode, †*Arthropleura*, im Oberkarbon und das größte Insekt, †*Meganeura* (Bd. 1, Fig. 398, S, 326), neben anderen sehr großen Insekten im obersten Karbon Europas. Bei all diesen Ordnungen ist aber zum mindesten anzunehmen, daß sie vor dem Auftreten dieser Riesenformen schon ziemlich stark entwickelt waren.

In der Regel sind Riesen als spezialisierte Formen geologisch kurzlebig (S. 261), aber es gibt, wie oben (S. 261) erwähnt, auch Ausnahmen, z. B. die doch recht stattlichen †*Mastodontinae*.

Öfters sind die Riesenformen auch noch in ihrer Gestalt spezialisiert oder gehören doch hoch spezialisierten Gruppen an, wie z. B. von den auf der Tabelle erwähnten Genera die *Nummuliten* in ihrem Kanal-

system und der Kammerung, *Echinothuria* in der Hautskelettreduktion, die †*Productus* in der Stachelausbildung, die †*Desmoceratidae* in der Suturzerschlitzung, †*Pteranodon* im Besitz eines Schädelkammes usw. und †*Diprotodon* in der Fußwurzel. In diesem Falle erscheint demnach ihr relativ spätes Vorkommen mehrfach begründet.

Eine wichtige Regel ist nämlich, daß aus den **höchstspezialisierten Formen keine abgeänderten Nachkommen** hervorgehen, daß sie also am Ende der Stammreihen sich befinden, oder wie es der amerikanische Paläozoologe Cope ausdrückte, daß nur aus nicht spezialisierten Formen neue Stammreihen hervorgehen können. Allerdings fällt ein einwandfreier Beweis dafür dem Paläozoologen wie alle auf negativen Befunden beruhenden schwer, denn man kann einwenden, daß die Unbekanntschaft mit den Nachkommen solcher Formen nur auf unserer unvollständigen Kenntnis der fossilen Faunen, z. T. auch auf unserer mangelhaften Einsicht in den genaueren Verlauf der Stammesgeschichte beruht. Von so spezialisierten, wohlerhaltungsfähigen und nicht allzu seltenen Formen aber, wie den †*Calceolidae* (Bd. 1, S. 94), †*Blastoidea* (Bd. 1, S. 124ff.), †*Richthofeniidae* (Bd. 1, S. 186), den Nebenformen der Ammoniten (Bd. 1, S. 258) oder den †*Dinocerata* (Bd. 2, S. 209) und †*Titanotherium* (Bd. 2, S. 205) usw. lassen sich ohne Zwang keine der geologisch jüngeren Tierformen ableiten, man kann deshalb mit Sicherheit annehmen, daß sie ohne Nachkommen ausstarben.

Der belgische Paläontologe Dollo glaubte sogar, ein „Gesetz der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung“ aufstellen zu müssen, das von manchen Autoren als so streng und allgemein gültig angesehen wird, daß Spezialisierungen nicht mehr rückgängig werden könnten. Man findet z. B. nicht selten, daß eine Form b sich zwar in den meisten Beziehungen zwischen eine geologisch ältere und primitivere Form a und eine spezialisiertere und geologisch jüngere Form c einfügt, daß sie aber in mancher Hinsicht eigenartig oder etwas höher spezialisiert als c ist, was man eine Kreuzung der Spezialisierung nennt, und glaubt sie deshalb nicht in eine Stammreihe a—b—c einschalten zu dürfen.

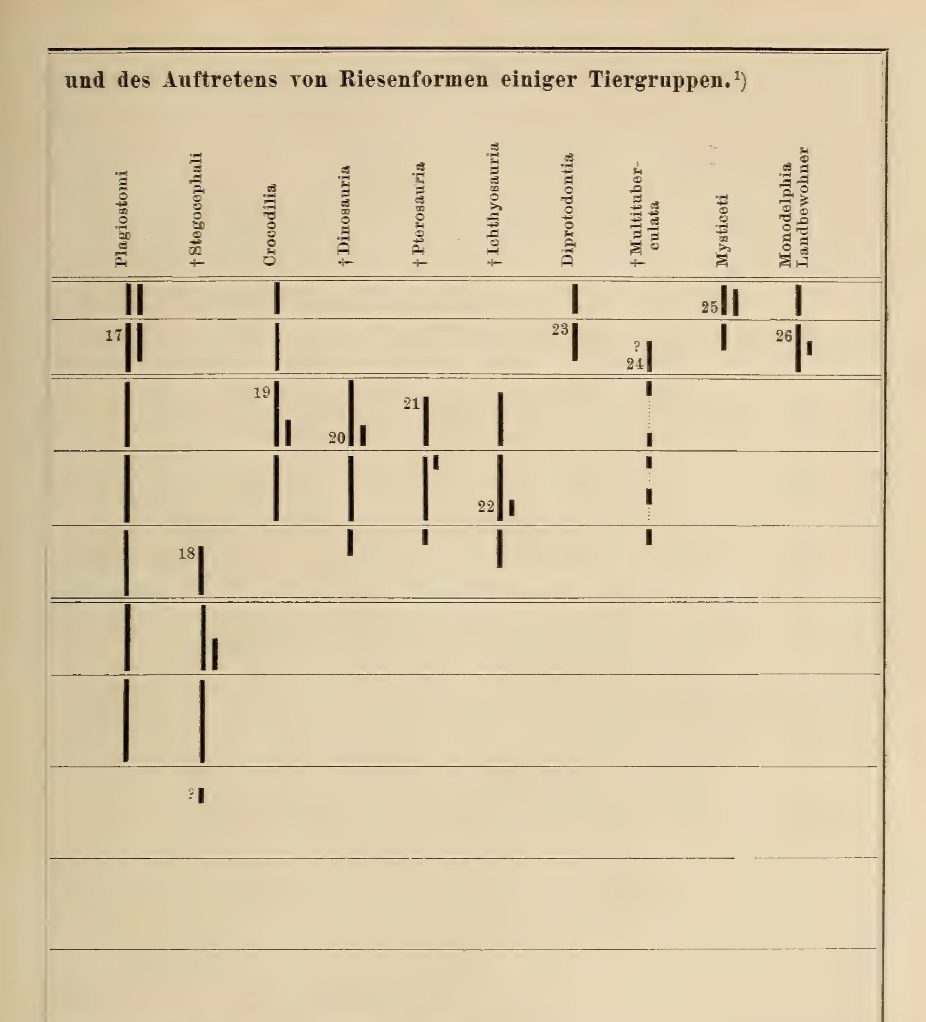
Einer solchen Annahme steht aber zunächst die allgemeine Erwägung gegenüber, daß die Tiere, um lebensfähig zu sein, sich jederzeit den Verhältnissen ihrer Umgebung mehr oder weniger anpassen, d. h. sich in mancher Hinsicht spezialisieren mußten. Wir haben zum mindesten ferner die Tatsache der Variabilität auch spezialisierter Organe vor uns, und dann lassen sich die auf S. 268 erwähnten Atavismen und auch die wohl sekundäre, geringe Körpergröße der Zwergelefanten und -flußpferde doch in gewisser Hinsicht als Gegenbeweise gegen die Allgemeingültigkeit jenes Gesetzes anführen.

Tabelle der geologischen Verbreitung, des Höhepunktes

		Foraminifera perforata	† Blastoidea	† Camerata	Regularia und Irregularia	Brachiopoda Testicardines	Lamellibranchiata	Gastropoda	† Ammonoidea	Endocochlia	† Trilobita	Decapoda	Merostomata	† Protodonata
			Echinodermata				Mollusca				Arthropoda			
Känozoikum	Gegenwart				6		8	10				14		
	Diluvium und Tertiär	1			5 4			9						
Mesozoikum	Kreide								11					
	Jura									12				
	Trias													
Paläozoikum	Perm											?		
	Karbon		2	3		7						? ?		16
	Devon											?	15	
	Silur										13		?	
	Kambrium													

1) Die Zeit des Höhepunktes ist durch einen Parallelstrich neben dem Hauptstrich jeder Gruppe angegeben, das Auftreten der Riesenformen durch Zahlen. 1. *Nummulites div. spec.* (*Nummulitidae*) Mitteleocän, Europa. 2. † *Pentremites* († *Pentremitidae*) Unterkarbon, Nordamerika. 3. † *Megistocrinus Evansi* († *Camerata*, † *Actinocrinidae*) Unterkarbon, Nordamerika. 4. † *Conoclypeus* (*Holectypoidea*) Mitteleocän, Europa. 5. *Clypeaster* (*Clypeastroidea*) Pliocän, Mittelmeergebiet. 6. *Echinothuria* (*Diadematina*) rezent, Südasien. 7. † *Productus giganteus* (*Strophomenacea*, † *Productidae*) Unterkarbon, Europa usw. 8. *Tridacna* (*Heterodonta*, *Tridacnidae*) rezent, Indischer Ozean. 9. *Cerithium* † *giganteum* (*Ctenobranchia*, *Cerithiidae*) Mitteleocän, Europa. 10. *Triton* (*Ctenobranchia*, *Tritonidae*) rezent, Indischer Ozean. 11. † *Pachydiscus seppenradensis* († *Ammonitida*, † *Desmoceratidae*) Obere Kreide (Untersenon), Westfalen. 12. † *Belemnites giganteus* († *Belemnoidea*, † *Belemnitidae*) Mittlerer Jura, Europa. 13. † *Urolichas Ribeiroi*

und des Auftretens von Riesenformen einiger Tiergruppen.[1])



(† *Opisthoparia*, † *Lichadidae*) Untersilur, Portugal. 14. *Kaempferia* (*Brachyura. Oxyrhynchi*) rezent, Stillwasser, Japan. 15. † *Pterygotus* († *Gigantostraca*) Unterdevon, Schottland. 16. † *Meganeura Monyi* († *Protodonata*, † *Meganeuridae*) Oberes Oberkarbon, Frankreich. 17. *Carcharodon* † *megalodon* (*Lamnidae*) Pliocän, südöstliches Nordamerika. 18. † *Mastodonsaurus giganteus* († *Labyrinthodonti*) Obere Trias (Lettenkohle), Württemberg. 19. † *Deinosuchus* (*Crocodilidae*) Oberste Kreide (Judith River Schichten), Montana, Nordamerika. 20. † *Atlantosaurus* († *Sauropoda*) Unterste Kreide, Nordamerika. 21. † *Pteranodon* († *Pterodactyloidea*) Obere Kreide (Untersenon), Kansas. 22. † *Ichthyosaurus trigonodon* († *Ichthyosauridae*) Oberer Lias, Franken. 23. † *Diprotodon* (*Phascolomyidae*) Quartär, Australien. 24. † *Polymastodon* († *Polymastodontidae*) Paleocän, Neumexiko. 25. *Balaenoptera* (*Balaenopteridae*) rezent, Nordatlantik. 26. *Elephas* † *meridionalis* und † *Dinotherium gigantissimum* (*Proboscidea*) Pliocän, Europa.

Auch die einfachen Kegelzähne geologisch junger *Denticeti* können in diesem Sinne erwähnt werden, denn mitteltertiäre *Denticeti* (S. 186) lassen als ziemlich gesichert erscheinen, daß sie aus mehrspitzigen Zähnen hervorgingen, diese aber doch wahrscheinlich ursprünglich aus einfachen Kegelzähnen der Ahnen der Säugetiere.

Ferner ist darauf zu verweisen, daß es Beobachtungen gibt, die für eine gewisse Umkehr in der Entwicklungsrichtung sprechen, z. B. sind bei den geologisch älteren wie noch jetzt bei primitiveren *Cervidae* die oberen Eckzähne stark vergrößert, während bei den höher entwickelten Hirschen die Eckzähne rudimentär werden. Ebenso finden wir, daß sowohl bei den geologisch älteren *Proboscidea* im Unterkiefer wie bei den *Sirenia* im Zwischenkiefer einige Schneidezähne sich zu Stoßzähnen vergrößern, daß aber bei den geologisch jüngeren †*Mastodonten* wie bei einigen jüngsten *Sirenia* diese Schneidezähne völlig rückgebildet werden.

Mehrfach wird das Gesetz deshalb dahin eingeschränkt, daß rudimentär werdende Organe nicht mehr wieder zu funktionsfähigem Zustande gelangen könnten. Das dürfte in der Tat auch die Regel sein, ebenso wie hohe Spezialisierungen nicht mehr und einfachere gewöhnlich nicht mehr primitiven Eigenschaften Platz machen dürften. Es ist aber dann nur ein Spezialfall, der unter das Trägheitsgesetz fällt, das im Folgenden (S. 304) noch zu erwähnen ist. Auch hierbei ist jedoch Vorsicht geboten, da es sogar experimentell gelungen ist, völlig rudimentäre Organe wieder funktionsfähig zu machen.

Sehr bemerkenswert ist, daß offenbar die **Schnelligkeit der Entwicklung** stark wechselt. Es ist dabei nicht nur an den Gegensatz der auf S. 261 besprochenen persistenten Typen gegenüber den geologisch kurzlebigen zu erinnern, sondern auch daran, daß, wie auf S. 279 erwähnt, die gleichsinnigen Veränderungen in ungefähr parallel laufenden Entwicklungsreihen nicht genau gleichzeitig stattfinden. Selbst nahe Verwandte entwickeln sich also oft verschieden schnell, auch findet zwar in vieler Beziehung eine Korrelation der Organe statt, so daß mit der Änderung des einen auch eine solche der anderen erfolgt, z. B. bei vielen Huftieren die Komplikation des Schädels, der Backenzähne und die Zehenreduktion, aber auch hierbei erfolgt die Entwicklung oft recht verschieden schnell, ja manche Organe können sehr primitiv bleiben, während andere sich hoch und oft ganz einseitig anscheinend rasch spezialisieren. Als Beispiel seien nur die †*Proterotheriidae* (S. 208) und *Equidae* genannt. Erstere haben die Augenhöhlen schon im Mitteltertiär hinten knöchern umgrenzt, bei den *Equidae* erfolgt dies erst im Miocän, jene erreichen im Miocän die höchste Zehenrückbildung, welche bei den *Equidae* erst im Pliocän eintritt, in der Gebißentwicklung kommen sie aber nicht über

das Stadium mitteltertiärer *Equidae* hinaus, und in der Ausbildung der Fußwurzeln bleiben sie noch primitiver (Fig. 231, S. 290).

Wir können ferner bei umfangreicheren Tiergruppen Zeiten sehr langsamer und rascher Entwicklung unterscheiden, wobei allerdings mißlich ist, daß wir die relative Dauer der Erdperioden noch nicht genauer festzustellen in der Lage sind (Bd. 1, S. 17). Die uns bekannten Veränderungen der Säugetiere während des Mesozoikums sind aber z. B. sehr gering gegenüber denjenigen in einzelnen Unterabteilungen der Tertiärzeit, die sicher viel kürzeren Zeiträumen entsprechen. Manche Tiergruppen scheinen sogar eine so plötzliche und rasche Entfaltung zu erleben, daß man von „explosiver Entwicklung“ spricht und die betreffenden Zeiten als „Anastrophen“ besonders bezeichnet (S. 279). Eine solche Zeit haben z. B. die †*Goniatitida* und die †*Clymeniidae* im Oberdevon gehabt (Bd. 1, S. 244, 245). Es ist natürlich bei der Feststellung solcher Anastrophen insofern Vorsicht geboten, als sie manchmal dadurch vorgetäuscht werden können, daß uns infolge besonders guter Erhaltungsbedingungen aus einer bestimmten Zeit ungewöhnlich viele Formen einer Gruppe bekannt werden, oder dadurch, daß eine Gruppe, die sich zunächst lokal in uns noch unbekannten Gegenden entfaltete, infolge geologischer Veränderungen sich rasch in Gegenden ausbreitete, die schon jetzt auf Fossilien durchforscht sind.

Eine gewisse Regel in der so verschieden starken und raschen Entwicklung kann man nun insofern aufstellen, als die jeweils höchst stehenden und in ihrem Milieu herrschenden Gruppen sich besonders stark und rasch zu entwickeln pflegen, z. B. im Känozoikum die Säugetiere, im Mesozoikum die Reptilien und Ammoniten, im Devon die Goniatiten, im Silur die *Nautiloidea* und im ältesten Paläozoikum die †*Trilobita*.

Schließlich ist für die richtige Beurteilung der Stammesgeschichte nicht nur wichtig, die Zeit des ersten und letzten Auftretens der einzelnen Tiergruppen, sowie die ihrer raschesten Entwicklung und die ihrer höchsten Entfaltung festzustellen, sondern auch die betreffenden Orte.

Da das Aussterben im Folgenden noch eingehender behandelt wird (S. 304ff.), so ist hier nur ein wichtiger Punkt hervorzuheben. Je seltener eine Tierform ist und je stärker sie in ihrer Verbreitung lokal beschränkt ist, desto mehr hängt es natürlich vom Zufalle ab, daß wir ihre Reste fossil finden. Werden also im Rückgang befindliche Tiergruppen in ihrer Individuenzahl und in ihrer geographischen Verbreitung immer mehr eingeschränkt (S. 266), so können ihre letzten Vertreter leicht unserer Kenntnis entgehen, ebenso natürlich auch die ersten Vertreter einer neu sich differenzierenden Gruppe, falls sie zunächst nur lokal und in geringer Zahl auftreten, diese um so mehr, als sie, wie wir

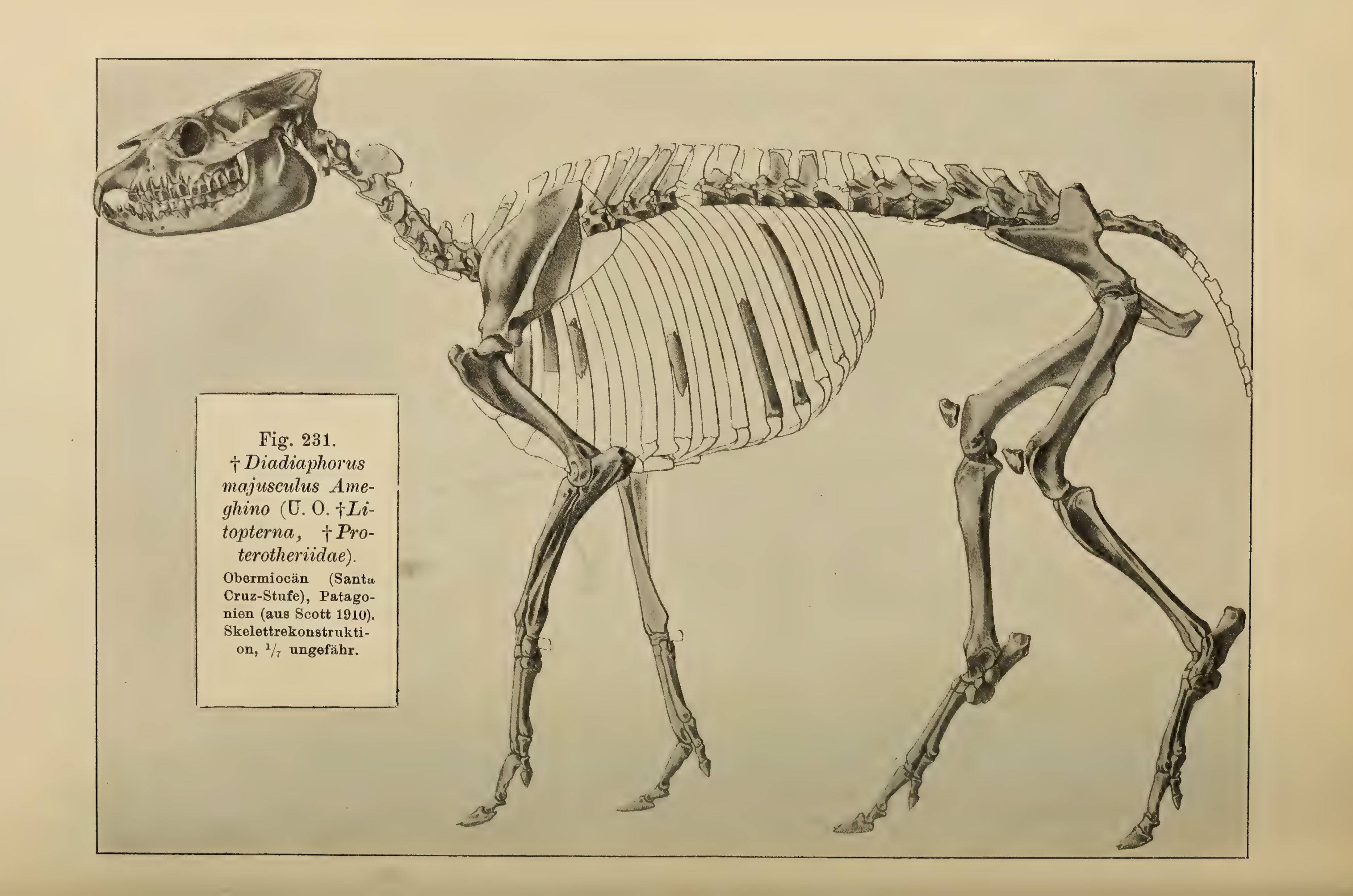


Fig. 231. † *Diadiaphorus majusculus Ameghino* (U. O. † *Litopterna*, † *Proterotheriidae*). Obermiocän (Santa Cruz-Stufe), Patagonien (aus Scott 1910). Skelettrekonstruktion, 1/7 ungefähr.

sahen, in der Regel klein und unscheinbar und von ähnlichen Formen natürlich oft schwer zu unterscheiden sind. Über die Zeit und den Ort des ersten und letzten Auftretens der einzelnen Tiergruppen sind wir deshalb nur selten genau unterrichtet.

Die eingehenden Ausführungen über die Säugetiere zeigen nun in der Tat, daß die einzelnen Formen zunächst lokal auftreten, daß wir also mit **Entstehungszentren** zu rechnen haben. Als solche sind nicht einfach diejenigen Gebiete zu bezeichnen, aus welchen wir zur Zeit zufällig die ältesten fossilen Reste einer Form oder einer Gruppe kennen, oder Gebiete, wo sie zu einer gewissen Zeit besonders reich entfaltet angetroffen werden, sondern es muß der Nachweis von Ahnen- oder doch mindestens Stufenreihen für das betreffende Gebiet geliefert werden.

Wie verwickelt sich die Verhältnisse gestalten können, lassen uns jetzt schon die *Proboscidea* erkennen. Im Obereocän und Oligocän ist als ihr Entwicklungszentrum Ägypten bekannt, was auf Afrika als ursprüngliches Zentrum schließen läßt, im Miocän lassen sich aber in Europa mehrere Stammreihen verfolgen, gleichzeitig kamen aber auch in Afrika noch *Proboscidea* vor, deren Entwicklung wir wie die der asiatischen und nordamerikanischen noch nicht genug kennen, um solche Reihen festzustellen; im Pliocän erscheint aber das Entwicklungszentrum nach Südostasien verlegt, denn dort scheinen die Elefanten entstanden zu sein (S. 240).

Bei der Möglichkeit solcher Verwicklungen und bei unserer noch so ungenügenden Kenntnis ist es noch kaum angängig, bestimmte Gesetzmäßigkeiten für die Lage der Entwicklungszentren auf Grund paläontologischer und geologischer Befunde anzugeben. Die Theorie eines nordischen Entstehungszentrums verdient aber doch eine kurze Erörterung, da sie wenigstens in bezug auf die känozoischen Säugetiere schon in mancher Hinsicht eine Beleuchtung erfahren kann. Die Tatsache, daß wir in der Gegenwart im Norden moderne und höher spezialisierte Säugetiere herrschend finden, primitivere und Relikten aber vor allem im Süden, spricht ebenso für sie als die Befunde, daß viele jetzt nur im Süden anzutreffende Säugetiere einst im Norden verbreitet waren und sich wenigstens zeitweise dort entwickelten. Es ist aber zunächst unter Hinweis auf die Tabelle (auf Seite 244) zu betonen, daß wir über die tertiären Säugetierfaunen der südlichen Länder noch viel zu ungenügend unterrichtet sind. Wir können deshalb nicht mit Sicherheit aussagen, ob nicht manche der uns bisher nur aus dem nördlichen Tertiär bekannten Formen gleichzeitig auch im Süden lebten und z. T. dort ihr Entstehungszentrum hatten. Vor allem ist für manche Gruppen jetzt schon wahrscheinlich gemacht, daß ihre tertiäre Entwicklung zeit-

weise oder hauptsächlich im Süden verlief, z. B. in Südamerika die der *Paucituberculata*, *Hystricomorpha*, *Edentata-Xenarthra*, †*Notoungulata*, †*Litopterna* usw. und in Afrika die der ältesten *Proboscidea*, wohl auch der ersten *Halicoridae* und vielleicht der *Hyracoidea*, der †*Archaeoceti* und älteren *Simiae*. Da die Nordkontinente wahrscheinlich auch während der Tertiärzeit umfangreicher waren als die südlichen, ist also zwar anzunehmen, daß sie die größere Masse tertiärer Säugetiere beherbergten und tatsächlich ihre wichtigsten Entstehungszentren bildeten, aber schon das bisherige Wissen erlaubt nicht, darin eine Gesetzmäßigkeit zu sehen, da zu viele Ausnahmen bekannt sind.

Von Wichtigkeit ist endlich, festzustellen, auf welche Gebiete im Niedergang befindliche Tiergruppen beschränkt werden und wo wir Zufluchtsorte konstanter und altertümlicher Typen, sowie niederer Formen, von **Relikten**, finden.

Es ist schon oben erwähnt worden, daß für Landbewohner in der Gegenwart unzweifelhaft die südlichen Gebiete hierfür in Betracht kommen. Es sei nur an die *Leontinidae* (*Lepidoptera*, Bd. 1, S. 323), *Sphenodon* (*Rhynchocephalia*, Bd. 2, S. 77), die *Monotremata* und *Marsupialia* des australischen Gebietes erinnert. Über die einstigen Faunen dieser Gebiete wie überhaupt über den Gesamtcharakter der einstigen festländischen Faunen sind wir aber noch viel zu wenig unterrichtet, um auch für die Vergangenheit etwas derartiges mit genügender Sicherheit feststellen zu können.

Eine Regel kann man ferner auch darin erkennen, daß das Süßwasser relativ viele niedere Formen beherbergt, so die *Gromiidae* und *Heliozoa* unter den *Rhizopoda*, die *Syncarida* unter den höheren *Malacostraca*, die *Ganoidei* und *Dipnoi* und besonders viele der niederen *Teleostei* unter den *Teleostomi*, die *Pleurodira* unter den *Chelonia* und die *Iniidae* usw. unter den Zahnwalen. Die Paläontologie lehrt uns nun von manchen dieser Gruppen, daß sie einst weiter verbreitet waren und eine größere Rolle spielten und zwar einige auch im Meere, und daß endlich auch in der Vergangenheit Tiergruppen zuletzt auf das Süßwasser beschränkt wurden. Es sind hier besonders die *Ganoidei*, *Dipnoi*, sowie die miocänen Verwandten der *Iniidae* hervorzuheben, und es ist zu erwähnen, daß die ältesten bekannten †*Gigantostraca* (*Merostomata*) und *Crocodilia* nur marin sind, die geologisch jüngeren auf das Süßwasser beschränkt.

Wir kennen aber im Gegensatz dazu Formen, die sekundär marin sind. *Limulus* (*Xiphosura*) z. B. findet sich fossil öfters in Süßwasserablagerungen, rezent nur in marinen Küstengewässern, und vor allem ist wahrscheinlich, daß die marinen Lungenatmer unter den Reptilien,

Vögeln und Säugetieren, so die †*Ichthyosauria*, †*Plesiosauria*, Meerschildkröten, Pinguine, *Pinnipedia*, *Cetacea* und *Sirenia* von Landbewohnern abstammen, die zunächst wohl an das Leben im Süßwasser und in marinen Küstengewässern sich anpaßten; wenigstens kennen wir bei einem Teil dieser Gruppen schon die geologisch ältesten Landbewohnern näher stehenden Formen (S. 118, 122, 235, 240 und 299).

Im Meere beherbergt das Oberflächen-Plankton zahlreiche, sehr persistente Typen, z. B. die *Globigerinidae*, sowie viele *Nassellaria* und *Spumellaria*, manche Quallen (Bd. 1, S. 77) und vielleicht auch *Styliola* unter den *Opisthobranchia* (Bd. 1, S. 225). Die Mehrzahl der planktonischen Formen, vor allem die *Gastropoda* (Bd. 1, S. 224, 225), auch *Argonauta* (Bd. 1, S. 253) und die *Copepoda*, lassen sich allerdings nicht oder nicht weit in die Vergangenheit zurückverfolgen, aber vielleicht vor allem, weil sie keine oder doch nur sehr zarte Skelette besitzen.

Aus den gegenwärtig und anscheinend auch in der Vergangenheit sehr formenreichen marinen Seichtwasserfaunen lassen sich aber gar nicht wenige alte Formen aufzählen, z. B. *Cidaris* (Perm) (*Cidaroidea*), *Lingula* (Kambrium), *Discina* p. p. (Silur), *Crania* p. p. (Kambrium), *Rhynchonella* p. p. (Silur) und *Magellanea* p. p. (Trias) (*Brachiopoda*), unter den Muscheln *Astarte* p. p. (Perm), *Avicula* (Devon), *Leda* p. p. (Silur), *Nucula* p. p. (Silur) und *Trigonia* (Jura), unter den Schnecken *Capulus* (Silur), *Pleurotomaria* p. p. (Silur), *Turbo* p. p. (Silur) und *Trochus* (Silur), ferner *Limulus* (Trias) (*Merostomata*), von *Plagiostomi* *Notidanus*, *Squatina* und *Rhinobatus* (oberer Jura) usw.

Auch in der Tiefsee kommen derartige Formen vor, wie gewisse *Silicispongia* und *Turbinolidae* und die Meduse *Atolla* unter den *Coelenterata*, die *Pentacrinidae* und gewisse *Holasteroidae* von den *Echinodermata*, *Nautilus* von *Cephalopoda*, Verwandte des †*Eryon*, sowie *Penaeus* unter den Dekapoden Krebsen, der *Lamnide Scapanorhynchus* von den *Plagiostomi*, *Berycidae* und *Scopelidae* von *Teleostei*. Die Genera dieser Tiefseeformen lassen sich aber fast alle nur bis in das jüngere und höchstens bis in das ältere Mesozoikum zurückverfolgen. Man darf daraus allein allerdings nicht den Schluß ziehen, daß die Tiefseefauna einen jugendlicheren Charakter trage als die Seichtwasserfauna, denn es lassen sich überhaupt rezente Genera nur selten schon im Paläozoikum nachweisen, und einige schon paläozoische im Seichtwasser verbreitete Genera wie der Brachiopode *Discina*, sowie die Muscheln *Astarte*, *Leda* und *Nucula*, endlich die Schnecke *Turbo*, leben auch in der Tiefsee. Bemerkenswert ist jedoch, daß manche jetzt auf die Tiefsee beschränkte Formen im Mesozoikum in Seichtwasserablagerungen vorkommen, z. B. die kretacische Meduse †*Atollites*, *Pentacrinidae*, *Holasteroidae*, *Eryon*,

Penaeus und die oben genannten Fische. Neben anderen Erwägungen spricht das doch dafür, daß sich die heutige Tiefseefauna aus ursprünglichen Seichtwasserbewohnern zusammensetzt. Über die Tiefseefaunen früherer Zeiten ist leider noch zu wenig Einwandfreies bekannt.

Eine bemerkenswert große Zahl von Relikten oder doch Formen, die früher auch in der jetzigen gemäßigten Zone, vor allem in Europa, verbreitet waren, kommen jetzt nur in den tropischen Meeren vor und darunter besonders viele aus allen möglichen Tiergruppen in dem weiten Gebiete des indopazifischen Ozeans, z. T. auch in tieferem, kalten Wasser. Die bekanntesten sind *Nummulites*, die *Pharetrones*, die *Trigoniidae* und *Nautilus*. Obwohl nun begreiflicherweise die früheren Faunen des indopazifischen Gebietes noch recht ungenügend erforscht sind, kennt man auch aus ihnen einige Beispiele dieser Art. Es kommen nämlich die für das Mitteltertiär besonders Europas charakteristischen Untergattungen †*Lepidocyclina* und †*Miogypsina* des *Nummulitiden* †*Orbitoides* in wenigen dürftigen Formen auf Neumecklenburg im Bismarckarchipel noch im Pliocän vor, die im Mesozoikum anscheinend universell verbreiteten *Pharetrones* kennt man aus dem Alttertiär nur von Australien, der zur Tertiärzeit noch im Miocän weitverbreitete *Spatangide* †*Periscosmus* ist im Quartär nur auf der Insel Timor gefunden, und auf der gleichen Insel sind im Perm noch †*Blastoidea* häufig, die in Europa und Nordamerika nach ihrer Blütezeit im Unterkarbon nicht mehr auftreten, in Australien und Indien aber wenigstens noch im Oberkarbon nachgewiesen sind.

Hier wie in anderen Fällen, die in diesem Kapitel erörtert wurden, kennen wir also schon manche paläontologische Tatsachen, die auf Gesetzmäßigkeiten in der Entwicklung der Tierwelt hindeuten oder sogar Wahrscheinlichkeitsbeweise für solche liefern. Mehr kann bei dem derzeitigen Stande unseres Wissens füglich nicht erwartet werden. Selbst wenn die fossilen Faunen jetzt noch kaum erforschter Länder ungefähr so gut als die europäischen bekannt sind, ist ja das in größerer Tiefe und vor allem das am Grunde der gewaltigen Ozeane begrabene fossile Material noch fast völlig unbekannt. Schon deshalb kann für absehbare Zeit die Paläontologie nur mehr oder minder lückenhafte und oft recht unsichere Beiträge zu einer Stammesgeschichte liefern. Jedenfalls sind sie aber heute schon bei vielen Tiergruppen von einer Bedeutung, daß sie nicht vernachlässigt werden dürfen, und ein relativ rascher Fortschritt auf diesem Gebiete ermutigt zu weiteren Forschungen.

C) Bemerkungen über die Ursachen der Stammes-Entwicklung.

Auf die Theorien über die Kräfte, welche die Entwicklung der Tierwelt veranlassen und beherrschen, auf ihre Ergänzungen und Modifikationen, sowie auf ihre Begründung und die Einwände gegen sie kann natürlich nicht eingegangen werden. Nur die für den Paläozoologen wichtigsten Theorien müssen hier kurz erwähnt werden.

Lamarck (Bd. 1, S. 2) ging von der Beobachtung aus, daß sich gewisse Organe durch ihren Gebrauch verstärken und verbessern und bei veränderter Funktion abändern, bei Nichtgebrauch aber schwächer werden. Er nahm an, daß diese Faktoren auch in der Stammesgeschichte in erster Linie wirksam seien, er mußte aber dabei natürlich eine Vererbung der von den Einzelindividuen erworbenen Eigenschaften annehmen. Sie hat sich jedoch bisher bloß sehr selten und nur ausnahmsweise einwandfrei beweisen lassen. Lamarcks Zeitgenosse Geoffroi St. Hilaire aber nahm einen Einfluß der Veränderung der Umgebung als wichtigste Kraft an; dieser Einfluß kann sich sowohl direkt äußern, als auch die Individuen zu einem Funktionswechsel ihrer Organe zwingen, wobei dann Lamarcks Theorie zur Geltung kommt. Ihre neueren Anhänger halten jedoch z. T. ein bewußtes Anpassen der Organismen für wahrscheinlich, also ein psychisches Element für wirksam, das der Biologe kaum, der Paläontologe nicht nachweisen kann.

Ch. Darwin dagegen leugnete im Gegensatz zu den Neodarwinisten (Weismann) zwar nicht die Bedeutung der Theorien seiner Vorgänger, ging aber von anderen Tatsachen aus, nämlich von der Überproduktion von Nachkommen, von dem dadurch bedingten Wettbewerb um Platz, Nahrung und Fortpflanzung, sowie dem Kampfe gegen Feinde und äußere Verhältnisse, von der dadurch veranlaßten Verdrängung und Vernichtung des größten Teiles der Nachkommen und endlich von der Variabilität und der Erblichkeit gewisser dabei auftretender Eigenschaften. Die kleinen erblichen Unterschiede, die bei der Variation aus unbekannten Gründen[1]) vorkommen, sollen dadurch von Bedeutung werden, daß gewisse Individuen geringe Vorteile in jenem „Kampfe ums Dasein" hätten und deshalb als Sieger zur Fortpflanzung und erblichen Übertragung ihrer Vorzüge gelangten. Dieses „Überleben des Passenden durch natürliche Zuchtwahl" solle zu allmählicher Ausmerzung der Formen führen, die den jeweiligen Lebensbedingungen weniger vollkommen

1) Siehe S. 270 Anm.! Äußere Ursachen dürften die Variabilität bedingen, denn durch Veränderung der äußeren Bedingungen kann man die Variabilität erhöhen oder erniedrigen und ihren Charakter modifizieren.

angepaßt sind, und damit zu einer Differenzierung und Vervollkommnung der Lebewelt, also zu einer Entstehung des Zweckmäßigen ohne zielbewußt wirkende Kräfte.

Als wichtige Ergänzung dieser Theorien betonte Moritz Wagner, daß eine Isolierung der neu entstandenen Formen durch Wanderungen oder geologische Vorgänge nötig sei, sonst würden infolge der ständigen Mischung mit anderen Formen die Unterschiede wieder verwischt.

Speziell Botaniker betonten auch die Möglichkeit der Entstehung neuer Arten durch Bastardzeugung oder auch durch sprunghafte, sofort erbliche Variationen. Der Botaniker Nägeli aber hielt äußere Ursachen überhaupt für ungenügend, um die starke Differenzierung und das vorherrschend Zweckmäßige der Lebewelt zu erklären; nach ihm ist die Hauptursache ein Trieb nach Vervollkommnung, der im Wesen der lebenden Organismen begründet ist.

Der Zoologe Eimer suchte ferner zu zeigen, daß wenigstens natürliche Zuchtwahl keine Rolle zu spielen brauche, vielmehr könnten sich ziemlich alle Individuen einer Art gleichartig in einer Richtung ändern, und bei dieser „Orthogenese“ könnten äußere konstante Reize die Ursache sein. Nach dem Zoologen Döderlein endlich kann aber eine längere Zeit inne gehaltene Entwicklungsrichtung infolge von Vererbung das Bestreben haben, anzudauern, auch wenn die dadurch erzeugten Umgestaltungen infolge zu einseitiger und zu hoher Spezialisierung (oder wegen veränderter Lebensverhältnisse) den Trägern nicht mehr von Vorteil, ja sogar nachteilig werden.

Der Paläozoologe ist diesen schwierigen Fragen gegenüber in sehr ungünstiger Lage, denn er kann die Lebensweise der fossilen Tiere nur nach Analogie der rezenten beurteilen, was selbst bei geologisch sehr jungen und nicht fremdartigen Fossilien leicht zu Fehlschlüssen führt, wie die auf S. 263 ff. und 292 ff. angeführten Beispiele beweisen. Er schließt ferner auf die Funktion ihrer Organe auch nur nach solchen Analogien und aus ihrer Form, was stets mehr oder minder gewagt und unsicher ist. Ebenso kann er die einstigen Verhältnisse der Wohnorte der Tiere: Klima, Meerestiefe, Salzgehalt usw. und deren Änderungen nur in unsicherer und oft sehr ungenauer Weise erschließen. Häufig ist er zu einer Art von Kreisschluß genötigt, da er aus dem Charakter der überlieferten Organismen Folgerungen auf deren Lebensweise und Wohnortsverhältnisse ziehen muß und dann den Einfluß dieser Bedingungen auf die Form und Entwicklung derselben Tiere ergründen soll. Da ihm auch, wie schon öfters hervorgehoben wurde, die Möglichkeit des Experimentes fehlt, befindet er sich in besonders starker Abhängigkeit von der Biologie.

Das sorgfältige Studium der Gestalten und des Vorkommens der Fossilien, sowie ihrer zeitlichen und räumlichen Verteilung und das Verfolgen der Entwicklung einer Tiergruppe durch lange Zeiträume gestattet aber doch wertvolle Schlüsse auch auf diesem Gebiete und manche Beiträge zur Lösung der äußerst schwierigen Fragen nach den Ursachen der Stammesentwicklung.

Jedenfalls darf der Paläozoologe nicht nur mit sehr langen Zeiten, sondern auch mit fast ständigem und oft sehr starkem und ausgedehntem Wechsel der Wohnstätten der Tiere rechnen. Denn die Geologie beweist, daß immer wieder lokale oder ausgedehnte Hebungen und Senkungen der Erdkruste und zeitweise gewaltige Gebirgsbildungen und Vulkanausbrüche, sowie eine allmähliche, aber andauernde Abtragung der festländischen Erhebungen stattfanden. Verschiebungen der Grenzen von Land und Meer, Änderungen im Verlaufe der Meeres- und Luftströmungen, lokaler Klimawechsel, Aussüßen von Meeresbecken, Eintrocknen von Seen, andererseits Überflutungen und Entstehung von Seebecken begaben sich im Gefolge der tektonischen Änderungen. Es wurden also immer wieder neue freie Wohnstätten geschaffen, sowie vorhandene umgeändert oder zerstört. Wir wissen auch, daß der Florencharakter sich im Laufe der Zeiten sehr stark änderte[1]), und auf S. 255 ff. ist ausgeführt, wie auch die Tiergemeinschaften sehr verschieden waren. Die große Mehrzahl der Tiere war also unzweifelhaft gezwungen, sich immer wieder mannigfach veränderten Bedingungen anzupassen, und ihre Variabilität wurde dabei stets neu beeinflußt (S. 295 Anm.).

Die Mehrzahl der Paläontologen glaubt nun, ihre Befunde am besten mit direkter Beeinflussung durch die Umgebung oder durch die Lamarcksche Theorie erklären zu können. So sollen Klima-Änderungen wie die unterpermische Eiszeit und das von manchen Autoren angenommene Wüstenklima in der Perm- und Triaszeit zu besonders starken Umgestaltungen der Lebewelt an der Grenze des Paläozoikums und Mesozoikums Veranlassung gegeben haben. Das erste Auftreten der holometabolen, also mit einem Ruhestadium (Puppe) ausgestatteten Insekten und der warmblütigen Säugetiere in der Trias sei hier genannt.

Es ist aber zunächst auffällig, daß sich für die Grenze des Meso- und Känozoikums, an der ebenfalls starke Faunen-Änderungen stattfanden (S. 311 ff.), kein tiefgehender Klimawechsel nachweisen läßt, wenn

1) Es ist von Interesse, daß die größten Landfloren-Änderungen vor den tiefgehendsten der Tierwelt stattfanden. Schon im mittleren Perm, also vor dem Ende des Paläozoikums, beginnen nämlich *Cycadeen* und *Gymnospermen* statt der Gefäßkryptogamen zu herrschen, und schon in der mittleren und oberen Kreide, also vor dem Ende des Mesozoikums, fängt die Herrschaft der *Angiospermen* an.

auch eine Abkühlung für diese Zeit vermutet wird. Vor allem jedoch sehen wir die uns besser bekannte diluviale Klima-Änderung (Eiszeit und Pluvialzeit) fast nur von starken tiergeographischen Verschiebungen und einem teils lokalen, teils allgemeinen Verschwinden vieler landbewohnender Tierformen begleitet und gefolgt (S. 307), nicht aber von dem Auftauchen neuer Formen, wenn schon das Auftreten besonders vieler Riesenformen höherer Wirbeltiere gerade zur Diluvialzeit bemerkenswert ist.[1])

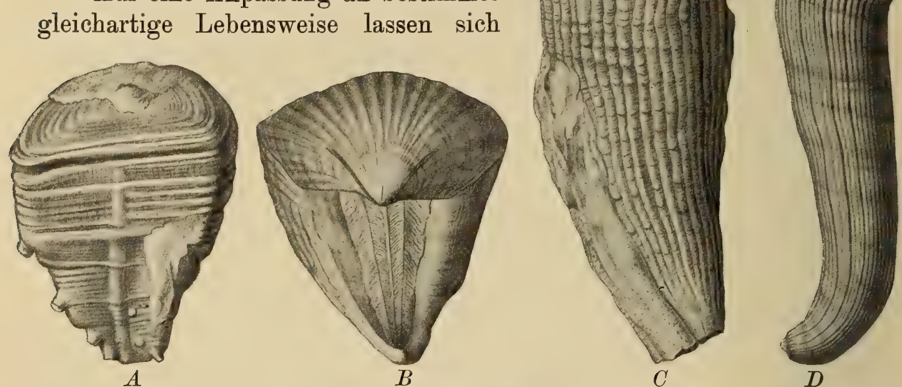


Fig. 232. Konvergenz.

A † *Rhizophyllum gotlandicum F. Römer* (*Madreporaria* † *Rugosa*, † *Calceolidae*). Obersilur, Gotland (aus Lindström 1882). Deckelkoralle, seitlich, $^1/_1$. *B* † *Meekella procera* Schellwien (1900). (*Brachiopoda*, O. *Testicardines*, † *Strophomenidae*). Oberkarbon (Trogkofelschichten), Neumarktl, Kärnten. Schalenansicht auf den Schloßrand und die hohe Area, $^2/_3$. Ventralklappe kegelförmig, Dorsalklappe etwas gewölbt mit Zahnstützen. *C* † *Hippurites toucasianus d'Orb.* (*Lamellibranchiata*, U. O. *Heterodonta*, † *Rudistae*). Obere Kreide (Gosauschichten), Nefgraben bei Salzburg (aus Zittel 1864). Schale seitlich, $^2/_3$. Rechte Klappe hoch kegelförmig, linke Klappe wenig gewölbt. *D Pyrgoma* † *costata Kramberger* (1889). (O. *Cirripedia*, *Balanidae*). Obermiocän (Leithakalk) bei Agram, Kroatien. Schale seitlich, $^2/_1$. Schale aus verschmolzenen *Lateralia*, *Rostrum* und *Carina* hoch konisch, oben die Öffnung für die fehlenden *Scuta* und *Terga*. Konvergenz infolge geselliger, festsitzender Lebensweise in marinem Seichtwasser.

Auf eine Anpassung an bestimmte gleichartige Lebensweise lassen sich die vielfachen Erscheinungen der Konvergenz, d. h. das Ähnlichwerden nicht homologer Organe nicht näher verwandter Tiere, öfters zurückführen, und auch sie werden meistens im Sinne Lamarcks erklärt. Die große äußere Ähnlichkeit, welche die Angehörigen ganz fremdartiger Tiergruppen dabei gewinnen können, ist z. B. aus der Figur 232 ersichtlich. Man nimmt in diesem Falle an, daß die durch ein sehr verschiedenartiges Hautskelett geschützten Tiere bei der Anpassung an das

---

1) Bei Insekten treten jetzt die größten Formen in den Tropen auf. Ihre maximale Durchschnittsgröße findet sich im Oberkarbon, was mit einem sehr warmen und feuchten damaligen Klima in Zusammenhang stehen soll.

Leben in marinen Küstengewässern besonderen Schutz gegen die Wellen, vielleicht auch gegen das Austrocknen bei der Ebbe bedurften, daß deshalb ihre Schale besonders dick, fest und dicht verschließbar werden mußte, und daß bei dem dicht gedrängten Nebeneinanderleben der Tiere ein Breitenwachstum untunlich und nur ein Höhenwachstum von Vorteil war. Leider fand man aber bei diesem Beispiele noch nicht die Stammreihen der verschiedenen Formen, wenn man auch schon Anhaltspunkte für die Ableitung einzelner von normal gebauten Verwandten, zum mindesten gestaltliche Übergänge zu ihnen kennt.

In anderen Fällen ist aber die Stammesgeschichte wenigstens teilweise klar gelegt, z. B. bei der Anpassung lungenatmender Wirbeltiere an das Leben im Meere. Man muß dabei fünferlei Haupttypen unterscheiden, den Typus des Flachbootes (Schildkröte), des Torpedo (Delphin), des Molches (Meerkrokodilier S. 81), des Mosasauriers (S. 76) und des Aales (Seeschlange); hier soll aber nur der Torpedotypus erörtert werden. Er ist bei †*Ichthyosauria*, Walen und Seekühen erreicht. Bei ihm ist eine Schwanzflosse das wichtigste Bewegungsorgan, hornige oder knöcherne Gebilde der Körperoberfläche treten ganz zurück, der Schädel ist in der Regel spitzschnauzig und hat meistens nur ein schwaches Fanggebiß und weit hinten liegende Nasenöffnungen, der Hals ist kurz, wenig beweglich und äußerlich nicht vorhanden, die Vordergliedmaßen dienen als Balancierflossen, die hinteren sind rudimentär, und die hintere Körperhälfte ist stark und lang (Fig. 103, S. 106, Fig. 171, S. 188 und Fig. 211, S. 222).

Dadurch ist eine große äußere Ähnlichkeit dieser Tiere untereinander und mit dem häufigsten Fischtypus gegeben, doch zeigt das Skelett bei ihnen den Bau von drei verschiedenen Gruppen der *Tetrapoda*, und bei allen können wir schon einigermaßen verfolgen, wie der gemeinsame Typus allmählich durch Umbildungen und Rückbildungen von Organen entstand, die bei den geologisch ältesten noch denjenigen stark verschiedener Landbewohner, von Reptilien, monodelphen Raubtieren und Huftieren (*Proboscidea*) ähnlich waren (S. 292/293). Es sei nur daran erinnert, daß bei den geologisch ältesten Walen und Seekühen das Gebiß vollständiger und besser entwickelt ist und die Nasenöffnungen weiter vorn liegen, daß die Halswirbelsäule bei diesen Walen und den triasischen †*Ichthyosauria* beweglicher ist, die Armknochen noch weniger verkürzt, die Fingergliederzahl bei letzteren noch nicht so stark vermehrt und daß die Becken bei den ältesten Vertretern noch wenig rudimentär sind (Fig. 101, S. 105 und Fig. 221, S. 269).

Es liegt bei solchen Umformungen einer ganzen Gruppe von Organen nahe, an direkte Beeinflussung durch die veränderte Lebensweise und durch

den anderen Gebrauch der Organe zu denken. Die Darwinsche Theorie aber kann derartige Änderungen, die eine ganze Anzahl von Organen ungefähr gleichzeitig in harmonischer Weise betreffen, überhaupt nur schwer erklären.

Jedenfalls beweisen diese Beispiele, wie äußerst wichtig es für den Paläontologen ist, trotz aller Schwierigkeiten (S. 296) die Lebensweise der fossilen Tiere und die Funktion ihrer Organe zu ergründen. Denn nur so kann der systematische Wert von Ähnlichkeiten und Verschiedenheiten ihrer Form richtig beurteilt werden und wird die Gefahr vermieden, Konvergenzen mit systematischer Verwandtschaft zu verwechseln.

Da nun besonders bei den Wirbeltieren die Funktion und der Mechanismus der einzelnen Organe erforscht ist, haben die mit ihnen beschäftigten Paläozoologen sich größtenteils der Theorie Lamarcks angeschlossen. Insbesondere werden die Ursachen des Rudimentärwerdens von Organen (S. 268 ff.) im Nichtgebrauch infolge von Funktionswechsel gesucht. Passive Anpassungen, z. B. der Verlust eines Schutzorganes (Hautpanzers), wie er bei den *Dermochelyidae* stattgefunden haben soll (S. 118), machen jedoch einer solchen Erklärung Schwierigkeiten.

Die oben erwähnten vielfachen topographischen Änderungen legen dem Paläontologen natürlich auch den Gedanken nahe, nach der Bedeutung der Wagnerschen Theorie zu forschen. Zunächst erscheint es z. B. einleuchtend, die rasche und vielseitige Entwicklung der Säugetiere im Tertiär Europas damit in ursächlichen Zusammenhang zu bringen, daß dieses Gebiet während des Tertiärs nicht nur von einer sehr starken Gebirgsbildung, der alpinen Faltung, und von ausgebreiteten Vulkanausbrüchen heimgesucht wurde, sondern auch öfters zum Teil vom Meere überflutet und in einen Archipel aufgelöst wurde (Karte, Bd. 1, S. 42), sowie daß die Inseln dann wieder in wechselnder Weise unter sich und mit anderen Festländern verbunden wurden. Isolierungen und Wanderungen mußten hier also häufig stattfinden, wir haben auch Beweise dafür in der Geschichte der Säugetiere. Aber gleichzeitig hatte in Nordamerika eine eher stärkere Entwicklung der Säugetiere statt, ohne daß sich so mannigfaltige topographische Änderungen abspielten.

Die Geschichte der känozoischen Säugetiere, wo wir sie genauer kennen, beweist jedenfalls, daß in dieser Tierklasse Ortsveränderungen eine sehr große Rolle spielten; es ist aber bei dem derzeitigen Stande des Wissens nur hervorzuheben, daß das plötzliche Beginnen und Abbrechen paralleler Stammreihen mit Wanderungen oder richtiger tiergeographischen Verschiebungen in Zusammenhang gebracht wird, ohne daß bisher der einwandfreie Beweis gelang, die Entstehung stärker ver-

schiedener Formen, also Divergenzpunkte von Stammreihen, mit solchen Vorgängen zu verknüpfen.

Im Jura und in der Kreide Europas sollen aber in der Tat mit jeder neuen Meeresausbreitung (Transgression) neue Genera von Ammoniten auftauchen oder doch auffällig rasch aufblühen, was in diesem Sinne aufgefaßt werden kann.

Die lokalen Stammreihen (S. 271) lassen sich jedoch zum mindesten als ein Beweis dafür anführen, daß zur Entstehung neuer Formen eine Isolierung oder Ortsveränderung der Tiere nicht nötig ist.[1])

Die parallelen Stammreihen und die gleichsinnigen Veränderungen (S. 278 und 279) sprechen ferner eher für eine bestimmt gerichtete Mutation als für eine Wirkung der natürlichen Auslese. Allerdings ist der Beweis für Orthogenese nur sehr schwer zu erbringen, denn auch die natürliche Zuchtwahl könnte zu derartigen Entwicklungsreihen führen. Es ist auch die unzweifelhaft stattfindende allmähliche Differenzierung der Tiergruppen bei der Annahme einer allgemeinen Orthogenese nur sehr schwer zu erklären.

Die ungefähr gleichzeitige Komplikation der Backenzähne und Ausbildung der Lauffüße bei sehr vielen tertiären Huftieren soll z. B. damit zusammenhängen, daß sie sich an das Grasfressen und an das Leben in offenem Gelände anpassen mußten, da in ihren Wohngebieten Gräser überhand nahmen. Es scheint dies auch für das Mitteltertiär Europas und Nordamerikas sehr wahrscheinlich gemacht,[2]) und es wäre wichtig, in Patagonien, wo gleichsinnige Änderungen bei den † *Litopterna* zum Teil schon früher als bei den *Equidae* eintraten (S. 237 und 288), einen solchen Vegetationswechsel für das ältere Tertiär nachzuweisen. Man kann nun zwar annehmen, daß die Entwicklung dieser Huftiere durch den gleichartigen Reiz des Wechsels der Umgebung oder durch den dadurch verursachten Funktionswechsel der Zähne und Füße veranlaßt wurde, jedoch auch ein Darwinist könnte sich mit den tatsächlichen Befunden abfinden, indem er nur diejenigen Varietäten der primitiveren Huftiere überleben läßt, deren Zähne kleine Vorteile im Kauen der harten Grasnahrung und deren Füße größere Flüchtigkeit gestatteten.

---

1) Eine Isolierung neu entstehender Formen dadurch, daß sie eine Abneigung gegen die gegenseitige Begattung zeigen, oder daß diese, wie z. B. bei rechts- und linksgewundenen Schnecken unmöglich ist, oder dadurch, daß sich die Mischlinge als unfruchtbar erweisen, kann der Paläozoologe natürlicherweise fast nie feststellen.

2) Bei gewissen Paarhufern, besonders in Europa, sind schon im Oligocän die Seitenzehen sehr stark rückgebildet, z. B. † *Elotheriidae* (Fig. 68, S. 65), † *Xiphodontidae* und † *Gelocidae* (S. 197 ff.).

Die allseitige Variation, aus der die Zuchtwahl das für die Stammesentwicklung brauchbare Material auslesen soll, läßt sich aber hier kaum wie auch sonst nur selten nachweisen. Die auf Seite 274 klargelegten Unterschiede von Variationen und Mutationen sprechen ferner ebenso gegen eine große Bedeutung der natürlichen Auslese wie die Beobachtung, daß wenig variable Formen in Stammreihen sich stark abändern können, während sehr variable sich oft lange Zeit konstant erhalten. Vor allem läßt sich die ungeheure Zahl von Übergangsformen, welche nach der Darwinschen Theorie wenn auch z. T. nur sehr kurze Zeit gelebt haben müssen, unter den fossilen Resten nicht finden. Denn man kennt zwar eine sehr große Zahl ausgestorbener und vielfach geologisch kurzlebiger Formen, aber nur zu wenige kommen als Übergangsformen in Betracht.

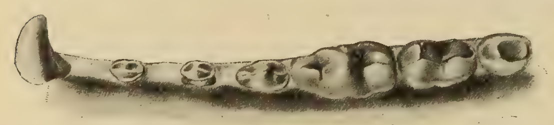


Fig. 233. † *Amphicyon steinheimensis O. Fraas* (1870). (O. *Carnivora fissipedia, Canidae*).
Obermiocän, Steinheim, Württemberg. Linke Unterkieferzahnreihe etwas schräg von oben, 1/2. Hinter dem C kleine P, Reißzahn nicht sehr scharfkantig.

Manche Befunde scheinen sich aber doch gut mit der Darwinschen Theorie erklären zu lassen; z. B. finden sich in der Perm- und Triasformation auffällig viele verschiedenartige Reptilien, welche in mehrfacher Beziehung Ähnlichkeit mit Säugetieren zeigen, die † *Theromora* (S. 106 ff.), und es scheint, daß sich in eben dieser Zeit aus derartigen Reptilien die ältesten Säugetiere entwickelt haben. Genauer bekannt ist ein ähnlicher Fall bei tertiären Raubtieren. Im Oligocän und Miocän speziell Europas finden sich nämlich zahlreiche *Canidae*, die im Gebiß und z. T. auch im Skelett Ähnlichkeit mit Bären haben (Fig. 233 und S. 181/82), und gleichzeitig scheinen sich in der Tat die Bären aus einer Gattung solcher bärenähnlicher *Canidae* Europas entwickelt zu haben. Man kann nun diese Funde so deuten, daß sich nur gewisse der zahlreichen Formen solcher *Canidae*, die aus unbekannten Gründen im Mitteltertiär auftraten, in der gegenseitigen Konkurrenz bewährten, ihre Eigenschaften verstärkten, so durch Auslese allein erhalten blieben und sich in echte Bären umwandelten.

Daß die jeweils in einer Lebensgemeinschaft herrschenden Formen die stärkste Entwicklung zu zeigen pflegen (S. 289), kann ebenfalls mit dem Darwinismus am besten in Einklang gebracht werden.

Wenn ferner öfters neben den höher spezialisierten Tieren primitiv bleibende Nachkommen ihrer wahrscheinlichen Vorfahren noch lange fortleben, so braucht das nicht im Widerspruch mit der Theorie der Auslese zu stehen. Neben den seit der Kreidezeit herrschenden *Irregu-*

laria kommen z. B. die *Cidaroidea*, aus deren permotriasischen Vertretern jene wahrscheinlich hervorgingen, wenig verändert noch vor. Man kann das aber damit erklären, daß die *Cidaroidea* als Raubtiere und gewöhnlich auf felsigem Untergrunde leben, und daß die *Irregularia* als Eroberer eines neuen Lebensreiches sich aus ihnen umbildeten, denn sie leben auf Schlammboden, und ihre höchststehenden Formen sind sogar Schlammfresser ohne Gebiß. Sie können sich also neben den *Cidaroidea* ohne Konkurrenz entwickeln, da sie in einer anderen Facies, sowie auf andere Weise leben.

Auch der Nachweis der persistenten Typen (S. 260/261) läßt sich nicht einfach gegen die Darwinsche Theorie verwerten, eher gegen die Allgemeingültigkeit des Nägelischen Vervollkommnungstriebes. Denn *Lingula* z. B. lebt im Sande der marinen Gezeitenzone (Bd. 1, S. 181), also in einem Milieu, das im Wesentlichen seit den ältesten Zeiten sich gleichblieb, wenn sich auch der Ort, wo ihr solche Bedingungen geboten waren, noch so oft verschob. Nimmt man nun an, daß sich *Lingula* diesem Leben schon in vorkambrischen Zeiten so vollkommen anpaßte, als es ihre Brachiopoden-Organisation zuließ, so war seit dem Kambrium keine äußere Veranlassung zu einer Weiterentwicklung vorhanden.

Anders ist es aber mit solchen persistenten Typen wie *Rhynchonella*, die sich lange Zeiten hindurch in verschiedenen Facies weltweit verbreitet, an Arten und Individuen reich und auch variabel nachweisen läßt. Hier erscheint schwer verständlich, warum die natürliche Zuchtwahl nicht eingriff.

Wenn endlich oben erwähnt wurde, daß die große Mehrzahl der Paläozoologen, die sich mit Wirbeltieren beschäftigen, Lamarckisten sind, so ist doch noch zu betonen, daß die gerade bei den Säugetieren von ihnen so genau studierten Zahnentwicklungen sich kaum mit der Lamarckschen Theorie erklären lassen. Denn der funktionierende Zahn ist zwar kein totes Gebilde, schon weil sich bei stärkerem Abkauen in der Pulpahöhle sekundäres Dentin absetzen und bei ständig wachsenden Zähnen die Basis immer nachwachsen kann, an der Krone ist aber eine Formänderung durch Tätigkeit des Schmelzepithels und der Odontoblasten abgeschlossen, sie wird deshalb durch die Funktion ganz wie ein toter Körper nur abgenutzt. Sehr oft wird nun zwar ein solcher Zahn durch einen anderen ersetzt, der aber während seines Kronenwachstums nicht funktioniert und in der Tiefe der Gewebe gegen äußere Einwirkung geschützt ist.

Es ist also kaum verständlich, wie der Gebrauch zu erblichen Änderungen der Kronenform, z. B. Entstehung neuer Höcker und Joche, führen soll, denn er veranlaßt auch während des Lebens der einzelnen Individuen keine solche Umgestaltungen, und man kann kaum annehmen,

daß etwa der bei dem Gebrauch eines Zahnes entstehende Reiz die Odontoblasten und das Schmelzepithel des Ersatzzahnes beeinflußt.

Die Darwinsche Theorie, nach der die kleinen Komplikationen der Zahnkronen, die bei der Variation tatsächlich entstehen, von Nutzen sein und durch Auslese erhalten werden können, bietet also bei diesen Organen eine besser einleuchtende Erklärung.

Zum Schlusse sind noch paläontologische Befunde zu erwähnen, die sich auf das Döderleinsche Trägheitsgesetz beziehen lassen. Vor allem ist es das lange Einhalten bestimmter Entwicklungsrichtungen, die zuletzt zu höchst eigenartigen Spezialisierungen führen. Z. B. erscheint es zunächst im Sinne des Darwinismus vorteilhaft, wenn sich bei männlichen *Cervidae* ein Geweih entwickelt, sich vergrößert und durch Fortsätze als Waffe mit Parierstangen kompliziert; unter den geologisch jüngsten führte diese Entwicklung aber zu Formen, die derartig schwere oder auch verästelte Geweihe hatten, daß sie dem Träger eher lästig als von Nutzen sein mußten (S. 200). Sie sind auch bald ausgestorben. Auch die Erscheinungen, die Dollo in seinem auf Seite 285 erörterten Gesetze der Nichtumkehrbarkeit der Entwicklung zusammenfaßt, lassen sich unter ein solches Trägheitsgesetz einfügen. Bei jener Erörterung mußte aber auf wahrscheinliche Ausnahmen hingewiesen werden, so daß es sich höchstens um eine Regel handeln kann.

Nach allem kann der Paläozoologe begreiflicher Weise kaum zwingende Beweise für oder gegen die Gültigkeit der verschiedenen, hier berührten Theorien beibringen, aber doch ein Material von Beobachtungen, das schon jetzt die Beachtung der Descendenztheoretiker verdient.

4. Über Tod und Aussterben.

> „Leben ist ihre schönste Erfindung,
> und der Tod ist ihr Kunstgriff,
> viel Leben zu haben."
>
> Die Natur, Goethe 1783.

Der Paläontologe hat es nur mit Resten von Leichen zu tun, und die Fülle fremdartiger Formen, die er in den älteren geologischen Formationen findet, nötigt ihn, zu der Frage des Aussterbens Stellung zu nehmen. Deshalb müssen zum Schlusse noch wenigstens die wichtigsten Gesichtspunkte über das Altern, den Tod und das Aussterben zur Sprache kommen, um so mehr, als sich dabei notwendigerweise nicht unerhebliche Beiträge zu den im vorigen Abschnitte erörterten Fragen ergeben. Auch hier ist natürlich der Paläozoologe von den Beobachtungen der Biologen im höchsten Maße abhängig. Darum ist es nötig, davon das Hauptsächliche zu erwähnen.

Wir wissen zunächst, daß alle jetzt lebenden **Individuen**: auch die der einzelligen Tiere, nur eine **begrenzte Lebensdauer** haben. Die tieferen Gründe für das Altern und den physiologischen Tod durch Altersschwäche, sowie für die äußerst verschiedene durchschnittliche und höchste Lebensdauer der Tierarten sind aber noch keineswegs klargelegt, nur ist wahrscheinlich gemacht, daß der mehr oder minder erfolgreiche Kampf mit äußeren Faktoren und die Vorgänge der Fortpflanzung dabei eine entscheidende Rolle spielen. Die Mehrzahl der Individuen jedoch erleidet einen vorzeitigen Tod, meistens schon in früher Jugend, im Ei- und Larvenstadium, durch Krankheiten, Feinde, Unglücksfälle und durch Ereignisse in ihrem Milieu, und vielfach kommt es dabei zu **Massenvernichtungen.**

Sehr langes Ausbleiben von Regen, überlange Dauer des Winters mit sehr starken Schneefällen, Überschwemmungen und Sturmfluten, auch vulkanische Ausbrüche mit Aschenregen und Schlammströmen haben des öfteren lokale Vernichtungen oder doch starke Dezimierungen ganzer Bevölkerungen oder einiger Arten herbeigeführt. Z. B. dürfte das in der Walfischbai Südwestafrikas wiederholt beobachtete massenhafte Fischsterben auf Vergiftung durch Gase zurückzuführen sein, die dortigen Schlammvulkanen zeitweise entströmen. Der Ausbruch des Krakatao hat im Jahre 1883 die ganze Lebewelt dieser Sundainsel vernichtet, und wahrscheinlich hat das Vordringen kalten Wassers in das Gebiet des Golfstromes bei Neuengland im März 1882 ein Massensterben des *Lopholatilus chamaeleonticeps* (U. O. *Acanthopterygii, Pseudochromiidae*) verursacht.

Die Individuen und Arten sind dabei sehr verschieden empfindlich und widerstandsfähig gegen äußere Vorgänge, so gegen Temperaturschwankungen und Änderungen im Salzgehalt. An Stellen z. B., wo sehr verschiedene Meeresströmungen zusammentreffen, geht eine Art ständigen Regens absterbender Planktontiere nieder. Da sich deren Reste zum Teil am Meeresboden anhäufen, z. B. Gehäuse von *Globigerinidae, Radiolaria* und *Pteropoda,* ist übrigens diese Beobachtung für den Paläozoologen ein Hinweis, daß er Stellen und Zeiten, in denen er massenhaft angehäufte Reste einer Tiergruppe findet, nicht einfach als Optima ihres Wohnortes und ihrer Entfaltung annehmen darf. Auch auf dem Festlande können bei besonders starker Trockenheit und bei Seuchen sich Individuen in Menge an einem Orte, speziell an Tränkstellen, zusammendrängen und dort miteinander zugrunde gehen.

Tierseuchen können ebenfalls oft in weit ausgedehnten Gebieten zu Massenvernichtungen führen, ob aber zu einem vollständigen Ausrotten, erscheint sehr fraglich, denn eine Anzahl von Individuen erweist sich gewöhnlich immun oder übersteht die Erkrankung und erwirbt Immuni-

tät. Z. B. hat die Rinderpest, die im letzten Jahrzehnt des vorigen Jahrhunderts Ost- und Südafrika vom Roten Meer bis Südwestafrika durchzog, die Paarhufer nur stark dezimiert. Es gibt jedoch Infektionskrankheiten, bei welchen keine Immunität erworben werden kann, wie z. B. die Tuberkulose, und manche Tiere, wie der Flußkrebs, *Astacus fluviatilis,* scheinen nicht immunisierbar zu sein. Aber auch bei ihm hat die Krebspest in Mitteleuropa bisher nur zu lokalem Aussterben, nicht zu allgemeiner Vernichtung geführt.

Endlich können unter den äußeren Ursachen auch Fleischfresser und Konkurrenten zum Ausrotten führen oder doch beitragen. Z. B. hat die Einführung des südasiatischen *Viverriden Herpestes griseus* auf der Insel Jamaika nicht nur zu der beabsichtigten Dezimierung der Ratten, sondern darnach auch zu der einer ganzen Reihe von Wirbeltieren, ja selbst zum Ausrotten einiger Arten geführt. Ebenfalls eingeführte Ziegen haben die Vernichtung des Waldes auf der Insel St. Helena und damit von dessen Fauna veranlaßt, und die eingeführten Kaninchen haben in Australien die heimischen Beuteltiere durch Wegfressen ihrer Nahrung zum mindesten beeinträchtigt, während sie auf der antarktischen Kergueleninsel einen Teil der Flora und damit die davon lebenden Insekten der Ausrottung schon nahe gebracht haben. Nach einer vielfach verbreiteten Ansicht soll auch die Wanderratte (*Mus decumanus*) die Hausratte (*Mus rattus*) in Westeuropa während der letzten Jahrhunderte immer mehr zurückdrängen.

Vor allem aber greift der Mensch sicherlich indirekt durch Verschleppen von Krankheiten, Schädlingen, Konkurrenten und durch Florenänderungen vielfach vernichtend in das bestehende Gleichgewicht der Tiergesellschaften ein und hat nachweisbar direkt viele Tiergruppen in historischer Zeit nicht nur dezimiert, sondern völlig ausgerottet, z. B. eine Anzahl flugunfähiger Vögel, die Seekuh *Rhytina* im Beringsmeer und *Equus quagga* in Südafrika.

Solche direkte Ausrottungen sind uns aber nur für Menschen mit hoher Kultur, vor allem mit Feuerwaffen, bezeugt, abgesehen von dem Ausrotten der Moas (†*Dinornithidae*) Neuseelands durch die Maoris, die jedoch im 18. Jahrhundert auch schon eine hohe Stufe der Steinzeitkultur erreicht hatten. Selbst in Ländern intensivster Kultur, wie in Westeuropa, konnten so verfolgte Tiere, wie Bär und Wolf, noch nicht vertilgt werden, und das der Landwirtschaft so schädliche Nilpferd, das schon in den Inschriften der alten Ägypter als Prinzip des Bösen und als Jagdtier dargestellt wird, wurde in Ägypten erst in der Neuzeit ausgerottet. Endlich waren die Steppen Südafrikas, wo den Tieren doch vorzügliche Jäger wie die Buschleute nachstellten, von unzähligen Herden

von Huftieren bevölkert, bis die Feuerwaffen der Europäer sie der Vernichtung entgegenführten. Es ist deshalb die ausrottende Tätigkeit von Menschen, die auf sehr niederer Kulturstufe stehen, nicht hoch einzuschätzen. Ähnlich wie die allermeisten der erörterten äußeren Ursachen kann sie nur lokal wirken und hier nur unter besonderen Umständen zur völligen Vernichtung von Arten führen, die nicht weit verbreitet, womöglich nur in geringer Individuenzahl vorhanden und sehr hilflos sind, wie z. B. die flugunfähigen Vögel entlegener Inseln.

Von **inneren Ursachen des Aussterbens** von Arten endlich ist äußerst wenig bekannt. Es ist hier fast nur der Rückgang der Wisente (*Bison europaeus*) zu nennen, die im Walde von Bialowitz in Litauen Schutz genießen, aber anscheinend infolge von Inzucht degenerieren und deshalb wohl dem Aussterben entgegen gehen.

Für die Beurteilung der Vorgänge der geologischen Vergangenheit bestehen nun natürlich dieselben Schwierigkeiten, die schon öfters hervorgehoben wurden, vor allem, daß wir die Lebensweise der Tiere und ihr Milieu nicht direkt beobachten können.

Jedenfalls aber hat der Paläozoologe allen Grund, für die Lebensdauer, das **Altern und den Tod der Individuen** das Gleiche anzunehmen wie der Biologe. Denn nirgends findet er Anzeichen paradiesischer Zustände, vielmehr kann er vielfach an den fossilen Skeletteilen Merkmale des Alterns (Bd. 1, S. 27), von Krankheiten, Einwirkung von Parasiten (Bd. 1, S. 109, Fig. 128) und Spuren feindlicher Angriffe wahrnehmen und findet Reste räuberischer Tiere, manchmal auch von deren Darminhalt (Fig. 2, S. 3 und Fig. 38, S. 29), in allen Formationen. Er kann auch oft genug wahrscheinlich machen, daß **äußere Ursachen**, vor allem starke Naturereignisse, eine Menge von Individuen töteten, sowie sogar systematische Gruppen ausrotteten. Solche Vorgänge, wie die auf S. 305 erwähnten, müssen ja derartige Wirkungen haben. Das völlige Überfluten einer Insel z. B. muß deren lokale Fauna ausrotten, und das könnte bei Neuseeland zur endgültigen Vernichtung der Ordnung *Rhynchocephalia* in ihrem letzten Vertreter *Sphenodon*, das völlige Austrocknen weniger Flüsse von Queensland aber zum Aussterben der *Dipnoi monopneumones* in ihrem einzigen Vertreter *Epiceratodus* führen.[1])

Man hat tatsächlich reichlich Beobachtungen, die sich durch solche Ereignisse erklären lassen. So führt man das Verschwinden vieler diluvialer Säugetiere Europas und Nordamerikas auf die Eiszeit, das von zahlreichen Beuteltieren Australiens auf das Trockenklima zurück, das

---

1) Bei Meerestransgressionen müssen natürlich zahlreichen geographischen Varietäten des Festlandes die Wohnstätten eingeengt und zuletzt geraubt werden.

im Quartär dort eingetreten zu sein scheint. Im Miocän Österreichs kann man ferner das allmähliche Aussüßen eines großen Binnenmeeres und das dortige allmähliche Verschwinden von zahlreichen Gattungen mariner Mollusken verfolgen. Öfters findet man besonders häufige und gut erhaltene Skelette von Säugetieren in weit ausgebreiteten Decken vulkanischer Tuffe, z. B. im Obermiocän (Santa Cruz-Stufe) Patagoniens, was auf plötzliche Massenvernichtungen durch starke Vulkanausbrüche schließen läßt.

Da Infektionskrankheiten fast keine fossil erhaltungsfähigen Spuren hinterlassen, konnte sie der Paläozoologe bisher noch nicht nachweisen, doch ist aus Analogie mit der Gegenwart und aus dem ziemlich sicheren Nachweis fossiler Bakterien schon im Karbon zu vermuten, daß auch in früheren Zeiten Epidemien öfters eine dezimierende Rolle gespielt haben.

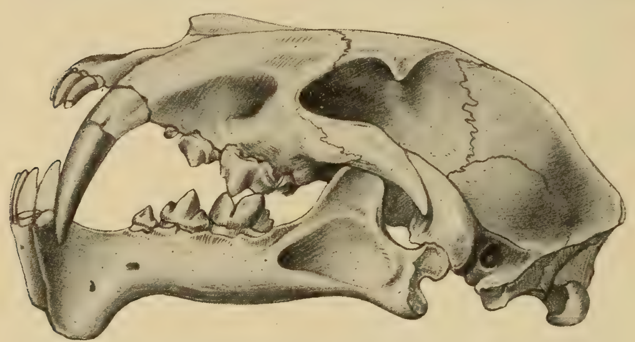


Fig. 234. †*Hoplophoneus primaevus Leidy et Owen* (O. *Carnivora fissipedia*, †*Machaerodontinae*).
Oligocän (White-River-Stufe), Süddakota (aus Adams 1896). Schädel und Unterkiefer ergänzt, seitlich, $^1/_2$. Gebißformel $\frac{3.\ 1.\ 3.\ 1.}{3.\ 1.\ 2\ 1.}$. Reißzähne und oberer Eckzahn sehr stark.

Konkurrenten und räuberischen Tieren wird mehrfach eine große Rolle zugeschrieben. Tatsächlich ist auch infolge der auf Seite 297 und 300 erwähnten häufigen Verschiebungen der Grenzen von Land und Meer und der manchmal schon nachgewiesenen Wanderungen oft genug Gelegenheit vorhanden gewesen, daß in ein längere Zeit isoliertes Gebiet überlegene Konkurrenten oder gefährliche Feinde einbrachen.

Ein Fall von großer Bedeutung, der gewöhnlich in diesem Sinne ausgelegt wird, ist die zur Pliocänzeit eintretende Verbindung Nord- und Südamerikas und die gleichzeitige Einwanderung von Raubtieren, darunter von †*Machaerodontinae* (Fig. 234 und S. 181), von *Perissodactyla, Artiodactyla* und †*Mastodon* von Norden nach Süden. Sie soll zur allmählichen Ausrottung der meisten Beuteltiere und *Edentata*, sowie sämtlicher eigenartiger Huftiere Südamerikas geführt haben.[1]) Eine auffällige

1) Daß sich bei den tertiären Huftieren Südamerikas, abgesehen von wenigen †*Toxodontia*, keine Hörner entwickelten, wird mit dem Fehlen gefährlicher Raub-

Erscheinung ist jedoch, daß wenigstens einige *Edentata* (S. 173) im Pliocän einen Vorstoß in den Süden der Heimat dieser so gefährlichen Feinde und überlegenen Konkurrenten machen konnten, und daß davon ein *Dasypodide* sich bis heute dort erhielt. Immerhin mag zum mindesten ein Teil der südamerikanischen Säugetierfauna durch jene nordischen Eindringlinge dezimiert und räumlich eingeschränkt worden sein, denn es ist doch z. B. bemerkenswert, daß ebenso wie die †*Sparassodontidae* (S. 163) hier den Raubtieren Platz machen, im Quartär Australiens der ihnen nahe stehende Beutelwolf, der *Dasyuride Thylacinus*, dem Dingo, einem *Caniden*, weicht und sich nur auf der Insel Tasmanien erhält.

Ein anderes Beispiel ist, daß den †*Titanotheriidae* Nordamerikas (S. 205) im Oligocän die Ernährung durch das massenhafte Auftreten leicht beweglicher Grasfresser, besonders der †*Merycoicodontidae* (S. 197, 198) erschwert und dadurch ihr Untergang herbeigeführt worden sein soll. In den Steppen Ost- und Südafrikas leben allerdings neben Herden von Tausenden von Antilopen die Nashörner, mit welchen die †*Titanotherien* sich noch am besten vergleichen lassen, in sehr großer Zahl, ohne daß sich eine Beeinträchtigung beobachten ließe, aber die †*Titanotheriidae* waren in ihren halb bunodonten, halb lophodonten Backenzähnen selenodonten Konkurrenten gegenüber in ungünstigerer Lage als die Nashörner.

Daß jedoch Raubbeuteltiere des Mesozoikums die †*Dinosauria* durch Auffressen ihrer Eier zum Rückgang gebracht hätten, ist kaum zu glauben. Sie sind fast alle zu selten und zu klein, um eine solche Rolle spielen zu können, auch wissen wir nicht einmal, ob nicht die †*Dinosauria* lebendig gebärend waren. Ebensowenig ist anzunehmen, daß das Aufkommen spitzzähniger Haifische die Meersaurier der Kreidezeit zurückgedrängt habe, denn die z. T. wehrlosen Wale und Seekühe sind im Tertiär trotz der zunehmenden Häufigkeit solcher Haifische emporgeblüht. Es ist auch nicht beweisbar, daß die große Entfaltung räuberischer *Cephalopoda* die †*Trilobita* des Silurs dem Untergange entgegengeführt habe.

Da endlich der Mensch der diluvialen Steinzeit, wie zahlreiche Funde beweisen, ganz oder doch vor allem von der Jagd lebte, wird ihm von mehreren Autoren die Hauptrolle bei der Vernichtung der großen diluvialen Säugetiere zugeschrieben.

Die auf S. 306/307 erwähnten Tatsachen jedoch machen es äußerst unwahrscheinlich, daß er eine blühende und weit verbreitete Fauna ausgerottet habe. Überdies lassen sorgfältige Studien der fossilen Reste des mitteleuropäischen Diluviums in den meisten Fällen eine Mitwirkung

---

tiere erklärt. Jene ebenso wie die *Edentata* waren fast alle ziemlich wehrlose und zum Teil schwerfällige Tiere.

des Menschen bei der Tötung der Tiere oder gar eine ausrottende Tätigkeit als ausgeschlossen erscheinen.

All' diese äußeren Ursachen mögen also in früheren Zeiten eine gewisse und zeitweise ziemlich große Rolle gespielt haben, aber abgesehen von lokalen Vernichtungen können sie nicht das Verschwinden weit oder gar allgemein verbreiteter Tiergruppen und großer Faunenbestandteile veranlassen, denn die meisten können überhaupt nur eine zeitweise Verminderung der Individuenzahl mancher Arten herbeiführen. Es muß deshalb nach innerern Ursachen gesucht werden.

Um nun größere Klarheit über diese Frage zu erlangen, muß zunächst festgestellt werden, was wir über den **äußeren Vorgang des Rückganges und des endgültigen Verschwindens** einst blühender Gruppen wissen. Zunächst ist hier natürlich an die auf S. 262 und 289 besprochene Schwierigkeit zu erinnern, scheinbares völliges Verschwinden von wirklichem zu unterscheiden sowie lokale letzte Vertreter einer Gruppe zu finden, und auf die Lücken der geologischen Überlieferung aufmerksam zu machen. Ganze Faunen verschwinden z. B. öfters plötzlich bei einem Facieswechsel, aber sie sind wohl in der Regel nur ausgewandert. Wenn nämlich z. B. bei allmählichem Sinken eines Festlandes das Meer transgrediert (vordringt), muß die Strandfacies (Bd. 1, S. 15, Anm.) mit ihren charakteristischen Tierarten immer weiter landeinwärts wandern und Facies immer tieferen und küstenferneren Wassers mit anderen Arten müssen ihr nachrücken. In den uns nur mehr oder minder lokal erhaltenen Schichtreihen können wir also, selbst wenn sie lückenlos sind, die Geschichte einer Facies angehöriger Tierarten nur selten verfolgen.

Wenn man nun nicht Anhänger der Theorie der Orthogenese ist (S. 296), die doch manches gegen sich hat (S. 301), muß man jedenfalls ein ständiges und zeitweise starkes und rasches Aussterben der Tierarten annehmen. Denn nur die Formen, die in nicht abgeänderten Nachkommen noch heute vorkommen, sind als nicht ausgestorben zu bezeichnen.[1]) Von den jetzt nicht mehr existierenden Formen lebt ziemlich sicher ein großer Teil in abgeänderten Nachkommen fort, sehr viele sind aber offenbar ohne jede Nachkommenschaft erloschen (S. 261 und 285), ihre Fortpflanzung muß also durch äußere Gründe oder durch Degeneration ihrer Keimdrüsen und ihres Geschlechtstriebes unmöglich geworden sein.

1) In diesem wie in dem ersten Bande sind alle systematischen Einheiten, die in diesem Sinne als ausgestorben gelten, mit einem Kreuz ausgezeichnet, gleichgültig, ob sie nach Ansicht des Verfassers in abgeänderten Nachkommen noch vorkommen oder nicht. Denn maßgebend für diese Kennzeichnung ist, daß sie selbst uns nur in mehr oder minder unvollkommenen Resten bekannt sind.

Jedenfalls ist das Leben der morphologischen Arten und damit auch der Genera usw. zeitlich begrenzt, wenn auch ihre Lebensdauer sehr verschieden lang ist (S. 260/261). Besteht hierin eine Analogie mit den Individuen (S. 305), so ist doch darauf zu verweisen, daß die großen Individuen relativ langlebig sind, Arten großer Tiere jedoch in der Regel viel kurzlebiger als kleine und wenig spezialisierte Formen (S. 260 und 284). Überhaupt ist nicht nachgewiesen, daß solche Arten, deren Individuen langlebig sind, längere Zeit lebten als andere, sondern in vielen Fällen das Gegenteil.

Betrachten wir nun einige Beispiele, so ist es angebracht, zunächst den Fall einer besonders großen Umwälzung der Faunen am Ende des Mesozoikums zu erörtern, weil vielfach die Meinung besteht, als sei hier ein ziemlich plötzliches Erlöschen vieler Tiergruppen erfolgt. Nur einige der für die Kreideformation und speziell für die Stufen der oberen Kreide, Cenoman, Turon, Senon und Danien, besonders bezeichnenden Gruppen können hier erwähnt werden. Von marinen Muscheln ist der *Pectinide Vola* (†*Janira*, S. 279, Fig. 228) noch im obersten Senon weit verbreitet und noch in einer Art im Danien Frankreichs, nicht aber im ältesten Tertiär gefunden. Der *Pinnide* †*Inoceramus* (Bd. 1, S. 211) und die †*Rudistae* (Bd. 1, S. 206) die in der mittleren und oberen Kreide sehr häufig sind, wurden ebenfalls nur in je einer Art in der obersten Kreide Ägyptens und letztere auch in größerer Zahl in Katalonien gefunden. Von den für das Mesozoikum so charakteristischen und häufigen, gekammerten *Cephalopoda* geht *Nautilus* ohne Beeinträchtigung in das Alttertiär durch, die †*Belemnitidae* aber nehmen in der mittleren und oberen Kreide an Bedeutung ab, sind im Danien noch kaum nachgewiesen, im Eocän aber nur in sehr seltenen und artenarmen Genera mit Individuen von geringer bis mäßiger Größe vertreten und fast nur aus Südeuropa bekannt. Die †*Ammoniten* wiederum sind im Senon noch ziemlich reich entwickelt und zwar z. T. in eigenartig spezialisierten Formen und in ihren größten bekannten Vertretern (S. 285/286). Aus dem Danien jedoch kennt man nur drei Genera mit wenig Arten, deren Angehörige anscheinend nicht sehr häufig sind. Sämtliche sind eigenartig spezialisiert, nämlich zwei (†*Baculites* †*Lytoceratidae*, †*Scaphites* †*Cosmoceratidae*) nicht in normaler Spirale aufgerollt und das dritte (†*Indoceras*, †*Engonoceratidae*) hat eine ceratitische Lobenlinie (Bd. 1, S. 258 und Bd. 2, S. 269). Aus geologisch jüngeren Schichten kennt man keine Spur von Ammoniten und, wie auf S. 262 ausgeführt, besteht kein Beweis dafür, daß andere *Cephalopoden*, etwa *Argonauta*, von ihnen stammen.

Von den eigenartigen Reptilien der Kreideformation, die ebenfalls ohne irgendwelche Nachkommen erloschen zu sein scheinen, kennt man

†*Dolichosauridae* nur in wenigen Resten aus dem Senon Englands (S. 75), †*Mosasauria* (S. 76) aber noch im Senon in weiter Verbreitung, aus dem Danien jedoch nur in unsicheren, sehr seltenen Resten; †*Ichthyosauria* (S. 105) sind in der oberen Kreide sehr wenige und aus dem Danien noch keine bekannt, †*Plesiosauria* endlich sind im Senon noch häufig und weit verbreitet. Von nicht marinen Reptilien kennt man die spezialisiertesten und größten †*Pterosauria* aus dem Untersenon von Kansas und dem Cenoman Englands, aus jüngeren Schichten keine (S. 94). Endlich finden sich im Danien so hoch spezialisierte Formen, wie †*Ceratopsia* (S. 90), ein †*Stegosaurier* (S. 90) und ein *Ornithopode* und daneben auch noch †*Theropoda* in Nordamerika, letztere und vielleicht auch †*Sauropoda* in Frankreich. Die †*Dinosauria* scheinen also im Gegensatz zu den anderen Gruppen noch in der obersten Kreide ziemlich reich entfaltet und dann plötzlich ohne Nachkommen erloschen zu sein, da sich in den gut bekannten alttertiären Binnenablagerungen Europas und Nordamerikas keine Spur mehr von diesen stattlichen Tieren fand. Zur Vorsicht mahnt aber, daß man aus Patagonien Reste von †*Theropoda* und †*Sauropoda* kennt, die zum Teil über Säugetier-führenden Schichten, also vielleicht in alttertiären Ablagerungen vorkommen sollen; es wäre demnach wohl möglich, daß sie nur im Norden rasch ausstarben, in Südamerika aber sich noch länger erhielten.

Das Ende der Kreidezeit erscheint also in der Tat dadurch charakterisiert, daß ungewöhnlich viele Tiergruppen völlig ausstarben; auch sonst können wir Zeiten eines relativ raschen und starken Aussterbens von solchen mit geringem Wechsel der Faunen unterscheiden. Jedenfalls aber bietet das Verschwinden der erörterten Tiergruppen um die Wende des Meso- und Känozoikums ein ziemlich mannigfaltiges Bild und macht einer einheitlichen Erklärung, etwa der Annahme, daß ein Temperaturrückgang das Aussterben veranlaßte, große Schwierigkeiten.

Für plötzliches Verschwinden hochspezialisierter Gruppen gibt es übrigens nicht wenige Beispiele. Es sei nur an die im Devon Europas und Nordamerikas blühenden †*Arthrodira* (S. 35) und †*Ostracodermi* (S. 36), an die in der Trias verbreiteten großen †*Labyrinthodonti* (S. 60), sowie an die im Oligocän ebenfalls sehr weit verbreiteten †*Hyaenodontidae* (S. 183) erinnert, auch an die †*Dinocerata* im Mitteleocän (S. 209) und die †*Titanotheriidae* im Oligocän (S. 205) Nordamerikas. Auch die †*Clymeniidae* (Bd. 1, S. 244) sterben im obersten Devon unmittelbar nach ihrem raschen Aufblühen plötzlich aus, wobei als letzte Formen auftreten, die in Größe und Lobenlinien spezialisiert sind.

Es muß aber auch hier zur Vorsicht mahnen, daß man von dem *Nummulitiden* †*Orbitoides* (Bd. 1, S. 40), der zwar im Mitteltertiär

schon an Bedeutung abnimmt, aber im Miocän doch plötzlich erloschen schien, neuerdings dürftige, sehr seltene Vertreter im Pliocän des Bismarckarchipels fand (S. 294), von den †*Blastoidea* (Bd. 1, S. 124), die unmittelbar nach ihrer Blütezeit in Nordamerika und Europa völlig ausgestorben erschienen, noch im Perm Timors mindestens ein nicht besonders spezialisiertes Genus in anscheinend großer Individuenmenge (S. 294) und von den † *Graptolithi* (Bd. 1, S. 73), die schon im Unterdevon nur wenige Formen umfassen, im Oberdevon und Unterkarbon Nordamerikas je eine sehr seltene Art eines Genus der †*Dendroidea*.

Beispiele recht allmählichen Rückganges lassen sich ebenfalls anführen. So sind die † *Conulariidae* (Bd. 1, S. 226) im älteren Paläozoikum relativ häufig, wenn auch nicht sehr formenreich, dann werden sie immer seltener, und als letzte kennt man nur Unika aus der Trias und dem Lias Europas und zwar anscheinend keine spezialisierten Formen.

Die *Nautiloidea* (Bd. 1, S. 233ff.), die auch schon im Silur, aber viel reicher blühten, nehmen noch langsamer ab, denn noch in der alpinen Trias gibt es nichtspezialisierte † *Orthoceras* und bis in das Eocän *Nautilus* und nahe Verwandte davon z. T. mit Arten- und Individuenreichtum und in weiter Verbreitung. Im Miocän Europas aber ist *Nautilus* selten, und jetzt ist er in wenigen, anscheinend nicht spezialisierten Arten auf den indopazifischen Ozean beschränkt.

Auch die † *Trilobita* nehmen in ähnlicher Weise ab, so daß im Karbon und Perm nur sehr wenige nicht spezialisierte †*Proëtidae* (U. O. † *Opisthoparia*) in sehr mäßiger Menge zu finden sind. Weiterhin ist an die allmähliche Einschränkung der † *Ceratodontidae* (S. 27 und S. 44) zu erinnern und daran, daß die letzten † *Acanthodii* im Perm Europas (S. 24) sehr eigenartig spezialisierte Formen, die wenigen letzten †*Palaeoniscidae* im Jura und in der untersten Kreide Europas (S. 31) in der Schwäche der Schuppenbekleidung aber nur etwas spezialisiert sind.

Der **Kampf um das Dasein** ist natürlich von Anhängern der Darwinschen Lehre vielfach als Hauptursache des Aussterbens angenommen worden, liegt doch der Vergleich mit auf S. 295 erwähnten individuellen Verhältnissen nahe. Wie dabei von der großen Zahl der Nachkommenschaft alles bis auf einen Bruchteil zugrunde geht, ohne sich fortzupflanzen, so auch in der Stammesgeschichte, wo nur ein kleiner Teil der entstandenen Formen zur Fortpflanzung in Stammreihen gelangt.

Wenn man jenen Kampf rein äußerlich auffaßt, wofür auf S. 301 ff. Beispiele erörtert wurden, kann er aber nicht als ausreichende Erklärung für die Allgemeinheit dieser Erscheinung gelten. Etwas anderes ist es, wenn man Organisationsverhältnisse der Tiere mit heranzieht. Z. B. wird die Hauptursache dafür, daß alle *Paraxonia* und *Mesaxonia* mit

inadaptiver Zehenreduktion (†*Litopterna*, †*Bunoselenodontia* usw.) ohne Nachkommen ausgestorben sind, darin gesucht, daß sie im Konkurrenzkampf mit verwandten Huftieren, die adaptive Reduktion haben, nicht Erfolg haben konnten. Denn diese waren infolge der Verfestigung ihrer Fußwurzeln bessere Läufer. Die allzu geringe Gehirnentwicklung vieler Reptilien, z. B. der †*Dinosauria* (Fig. 90 *C*, S. 89) und mancher alttertiärer Säugetiere, z. B. der †*Zeuglodontidae* (Fig. 229, S. 282) und der †*Dinoceratidae* (Fig. 197, S. 209) soll ebenso diese Gruppen in der Konkurrenz mit rascher entwicklungsfähigen Formen den Kürzeren haben ziehen lassen. In ähnlicher Weise soll einseitige Spezialisierung infolge des Trägheitsgesetzes (S. 296) zu weit und zuletzt zum Untergang der Träger führen, wie das auf S. 304 angeführte Beispiel zeigen kann. Die Kurzlebigkeit hochspezialisierter und Riesenformen (S. 260 und S. 284) könnte damit ihre Erklärung finden.[1])

Derartige Formen sollen aber nach viel verbreiteter Ansicht auch deshalb aussterben, weil sie zu wenig anpassungsfähig sind und daher selbst relativ geringen Änderungen ihrer Umwelt erliegen. Z. B. hat die diluviale Eiszeit in den Tropen und Subtropen sich höchstens in reichlicheren Niederschlägen als Pluvialzeit geäußert, trotzdem sind auch in diesen Gebieten sehr viele Säugetiere ausgestorben. Durch Spezialisierung an eine bestimmte Nahrung angepaßte Tiere müssen ferner gegen Milieu-Änderungen empfindlicher sein als omnivore, und Riesentiere sollen bei eintretender Knappheit der Nahrung leichter zugrunde gehen als kleine.

Daß aber mindestens manche sehr hoch spezialisierte und riesengroße Tiere sehr anpassungsfähig sind, beweisen die Elefanten. Sie leben jetzt in den Tropen, in Südafrika auch in den Subtropen, teils in feuchtwarmen Urwäldern, teils in Savannen und sogar in Busch- und Grassteppen mit trockenem Klima und mit starken Temperaturschwankungen, sowie in Ebenen und im Hochgebirge, das Mammut war sogar ein Grasfresser in polarem Klima.[2]) Auch für †*Mastodon* müssen wir Ähnliches annehmen, wenigstens war es fast weltweit verbreitet und lebte in Südamerika sowohl in den Tiefebenen, wie auf den Hochflächen der Anden. Vielleicht hängt

---

1) Relativ früh in der Stammesgeschichte und anscheinend rasch entwickelte Spezialisierungen scheinen meistens einen kürzeren Bestand zu haben als spät und sehr langsam entstehende, z. B. sind alle schon im älteren Tertiär mit *Canon*-Beinen ausgestatteten Paarhufer bald wieder ausgestorben im Gegensatze zu dem Fortblühen der jungtertiären.

2) Im Diluvium Mitteleuropas sollen die letzten Vertreter der hochspezialisierten Mammute (Fig. 212, S. 225) Anzeichen der Degeneration, vor allem in Verzwergung bieten.

eben damit zusammen, daß die †*Mastodonten* trotz ihrer Spezialisierung relativ langlebige Säugetiere waren (S. 261).

Riesentiere bringen ferner, wenigstens bei den heutigen Säugetieren, relativ sehr wenige Junge zur Welt, sie sollen deshalb zu wenig Material für Variation und verschiedene Anpassung bieten. Es wird der Mangel aber dadurch ziemlich ausgeglichen, daß ein viel höherer Prozentsatz von Jungen zur Geschlechtsreife und Fortpflanzung heranzuwachsen pflegt, als bei kleinen Tieren, wo wahllos gut und schlecht organisierte Junge durch äußere Ursachen in Menge vernichtet werden. Dementsprechend waren nicht nur die Elefanten und die großen Wale bis in die jüngste Zeit sehr individuenreich, sondern auch frühere Riesentiere, wie z. B. die †*Titanotheriidae* (S. 205). Ob Riesenformen, die nicht lebendig gebären, ebenfalls wenige Junge haben, erscheint überdies sehr fraglich, denn wenigstens von den jetzigen größten Formen der Vögel, Reptilien und Amphibien ist nichts derartiges bekannt.

Falls man trotz der neueren Forschungsergebnisse (S. 270 und S. 274) der **Variabilität** solcher und anderer **spezialisierter Formen** eine besondere Bedeutung für die Stammesentwicklung zuweist, ist auch daran zu erinnern, daß derartige Formen häufig nicht nur reich an Individuen, sondern auch variabel genug sind, z. B. die mitteleocänen großen *Nummulites*, die oberkretacischen †*Rudistae* und die oligocänen †*Titanotheriidae* und zwar häufig kurz vor ihrem Niedergange. Vor allem aber ist zu betonen, daß, wie die auf S. 311 ff. erörterten Beispiele zeigen, die aussterbenden Formen oft gar keine besonderen Spezialisierungen nachweisen lassen, denn ihre letzten Vertreter sind manchmal klein und wenigstens in ihren fossil erhaltenen Teilen durch nichts ausgezeichnet. Das steht damit in Einklang, daß eben im allgemeinen derartige Formen langlebiger sind als hochspezialisierte (S. 260). Zum mindesten kann also Überspezialisation nur in manchen Fällen die Ursache des endgültigen Aussterbens sein.

Dieselben Befunde lassen sich auch gegen die Annahme eines Aussterbens infolge von **Senilismus** anführen, denn bei ihnen lassen sich keine morphologischen Anzeichen eines solchen nachweisen. Jedoch auch ganz im allgemeinen läßt sich gegen diese Annahme manches einwenden. Sie fördert nicht nur unsere Erkenntnis wenig, weil wir auch über die Gründe des Alterns und des physiologischen Todes der Individuen nur sehr wenig wissen, sondern sie bringt dazu einen kaum zu begründenden Vergleich des Individuums mit einem systematischen Begriffe wie Art und Gattung, gegen den schon auf S. 311 Einwände erhoben sind. Selbst wenn man annimmt, daß die Lebensdauer der Individuen durch den Besitz einer bestimmten Menge von Lebenskraft bedingt ist, erscheint es als

völlig mystisch, auch einem Tierstamm ein bestimmtes Quantum Lebenskraft zuzuschreiben, nach dessen Erschöpfung er aussterben muß.

Die Ursachen des Aussterbens können also sicherlich sehr verschiedene sein und bei Lokalformen zufällige, rein äußerliche. Die Allgemeinheit der Erscheinung läßt sich aber nur durch Hypothesen über innere, d. h. im Wesen der Organismen begründete Ursachen erklären, und hierbei finden wir wie bei dem Problem der Entstehung neuer Formen widersprechende und noch keine allgemein befriedigende Ansichten.

Jedenfalls kann die Paläozoologie auch hier durch Vermehrung und sorgfältige Prüfung des Tatsachenmaterials jetzt schon die Fragestellung präzisieren und die Probleme so einer Lösung näher bringen helfen. Sie muß aber, wenn sie auch ihre Verbindung mit der Geologie nicht aufgeben darf und ihre Sonderstellung als historische Wissenschaft zu wahren hat, bei dem Versuche der Lösung all' dieser Fragen in engstem Verein mit den biologischen Wissenschaften vorgehen.

Neuere Literatur zu dem Schluß.

Geologie, Hand- und Lehrbücher:

Haug, E.: Traité de Géologie I—III, Paris 1911.
Kayser, E.: Lehrbuch der geologischen Formationskunde. 4. Aufl. Stuttgart 1911.
Koken, E.: Die Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1893.
Römer und Frech: Lethaea geognostica, I, 1 et 2 Palaeozoicum, II, 1 et 3 Trias, Kreide pp., III, 2 Quartär pp. Stuttgart 1880, 1897 ff.

Stammesgeschichte:[1]

*Abel: Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1912.
Beecher: The origin and significance of spines, a study in evolution. Amer. Journ. Sci., Ser. 4, Vol. 6, New Haven 1898.
Branco: Einige vergleichende Betrachtungen über das Werden der Erde und der Lebewelt. Sitz. Ber. k. preuss. Akad. Wiss., Bd. 32, Berlin 1900.
*Cope: Primary factors of organic evolution. Chicago 1896.
— The origin of the fittest. New York 1887.
Dacqué: Palaeontologie, Systematik und Descendenzlehre. Die Abstammungslehre, Jena 1911.
*Depéret (R. N. Wegner): Die Umbildung der Tierwelt. Stuttgart 1909.
Diener: Paläontologie und Abstammungslehre. (Göschen) Leipzig 1910.
Döderlein: Phylogenetische Betrachtungen. Biol. Centralbl., Bd. 7, Erlangen 1888.
— Über die Beziehungen nahe verwandter Tierformen zueinander. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol., Bd. 4, Stuttgart 1902.
*Dollo: La Paléontologie éthologique. Bull. Soc. belge Géol., Paléont. etc., T. 23, Brüssel 1910.
Frech: Geologische Triebkräfte und die Entwicklung des Lebens. Archiv f. Rassen- u. Gesellschafts-Biologie, Jahrg. 6, Leipzig 1909.

[1] Wichtigste Werke mit einem Stern ausgezeichnet.

Gaudry: Essai de Paléontologie philosophique. Paris 1896.
Haeckel: Systematische Phylogenie. Berlin 1894—96.
Handlirsch: Über Relikte. Verh. k. k. zool. bot. Ges., Wien 1909.
*Neumayr: Die Stämme des Tierreiches. Wirbellose Tiere. Wien 1889.
Osborn: The age of Mammals in Europe, Asia and North-America. New York 1910.
*— The continuous origin of certain unit characters as observed by paleontology. Amer. Natur., Vol. 46, Boston 1912.
*Scott: On the osteology of Mesohippus and Leptomeryx with observations on the modes and factors of evolution in the Mammalia. Journ. Morphol., Vol. 5, Boston 1891.
*— On variations and mutations. Amer. Journ. Sci., Vol. 148, New Haven 1894.
Stromer: Über Relikten im indopazifischen Gebiet. Centralbl. f. Mineral. usw. Stuttgart 1910.
— Neue Forschungen über fossile lungenatmende Meeresbewohner. Fortschr. naturwiss. Forschung, Bd. 2, Berlin 1910.
*Woodward, A. Smith: The relations of paleontology to biology. Ann. Mag. natur. Hist., Ser. 7, Vol. 18, London 1906.
— The antiquity of the deepsea fish fauna. Natur. Science, Vol. 12, London 1898.
Zittel: Ontogenie, Phylogenie und Systematik. Compte rendu 6. Congrès géol. internat. Zürich 1894. Lausanne 1897.

Aussterben:

Abel: Über das Aussterben der Arten. Compte rendu 9. Congrès géol. internat. 1903. Wien 1904.
*Depéret (siehe oben S. 316!)
Döderlein 1888 (siehe oben S. 316!)
Frech: Über die Gründe des Aussterbens der vorzeitlichen Tierwelt. Archiv f. Rassen- und Gesellschafts-Biol., Jahrg. 3, Berlin 1906.
*Hoernes, R.: Das Aussterben der Arten sowie der größeren Gruppen des Tier- und Pflanzenreiches. Graz 1911.
*Neumayr (siehe oben!)
Osborn 1910 (siehe oben!)
*— The causes of extinction of Mammalia. Amer. Natur., Vol. 40, Boston 1906.
*de Rosa (Bosshard): Die progressive Reduktion der Variabilität und ihre Beziehungen zum Aussterben und zur Entstehung neuer Arten. Jena 1903.
Soergel, W.: Das Aussterben diluvialer Säugetiere und die Jagd des diluvialen Menschen. Festschr. 43. Vers. deutsch. anthrop. Ges. in Weimar, Jena 1912.
Stromer: Fossile Wirbeltierreste aus dem Uadi Faregh und Uadi Natrun in Ägypten. Abhandl. Senckenbg. naturf. Gesellsch., Bd. 29, Frankfurt a. M. 1905.

Register.

Die wichtigsten Seitenzahlen sind durch dicken Druck, Seiten mit Abbildungen durch * ausgezeichnet. Lateinische Tiernamen sind in Kursiv gesetzt. Die Seite, auf der die Diagnose einer Gruppe zu finden ist, bezeichnet D, die der Alterstabelle T. Die im Schlußteil kurz zitierten Invertebraten sind fast nur, soweit abgebildet, in Klammern angeführt.

Druck von B. G. Teubner in Leipzig.

